

AUS DEM INSTITUT FÜR VETERINAR-ANATOMIE
DER FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

DIREKTOR AM INSTITUT: PROF. DR. F. PREUSS

FORTPFLANZUNG UND
NOMENKLATUR
IM PFLANZEN- UND TIERREICH

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DES GRADES EINES DOKTORS
DER VETERINÄRMEDIZIN
AN DER FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

VORGELEGT VON
GEORG LUCKHAUS
TIERARZT AUS BERLIN

BERLIN 1963
JOURNAL NR. 437

DRUCK VON A. W. HAYN'S ERBEN, BERLIN 36

Gedruckt mit Genehmigung
der Veterinärmedizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin

Dekan: Prof. Dr. H.-J. HEIDRICH

Referent: Prof. Dr. F. PREUSS

Korreferent: Prof. Dr. J. BOCH

Tag der Promotion: 18. 12. 1963



GELEITWORT

Die Mannigfaltigkeit der zum Geschlechtsdimorphismus und zum bisexuellen Verhalten gehörenden Erscheinungen im Verein mit ihren Beziehungen zur Fortpflanzung ist selbst für den Spezialforscher kaum überblickbar. Die nomenklatorische Verschlüsselung dieser Mannigfaltigkeit hat das Ihre dazu beigetragen, sie dem Verständnis eher zu verschließen als zu eröffnen. Es erschien daher verdienstvoll, eine repräsentative Literatur unter dem Aspekt nomenklatorischer Fragen daraufhin durchzusehen, wie sich geschlechtliche Differenziertheit und Fortpflanzungsvorgänge vergleichend zueinander verhalten. Alle Fortpflanzungsarten, die ohne Sexualität vor sich gehen, mußten dabei gleichermaßen berücksichtigt werden, da gerade hier die Grenzziehung erschwert sein kann.

Es fehlt nicht an Versuchen, das komplexe Fortpflanzungsgeschehen begrifflich allgemeingültig zu erfassen, doch konnten sie alle nicht restlos befriedigen. Bei der Definition der Fortpflanzung hat die unterschiedliche Auffassung ihrer Stellung zur Vermehrung und zur Individualitätsabgrenzung inadäquate Lösungen gezeitigt. Eine Definition der Sexualität ist offenbar wegen ihrer nicht einheitlichen Feststellung nicht erfolgt, obwohl die Ableitung ihrer Gesetzmäßigkeiten klassische Gültigkeit erlangt hat. Im Hinblick auf die Koppelung von Sexualität und Fortpflanzung besteht sogar die Meinung, daß die Sexualität ein sekundäres Grundphänomen der Lebewesen darstelle. Tatsächlich ist die Sexualität nichts anderes als Polarität physikalisch-chemischer Provenienz, die sich in den Lebewesen — eben als Sexualität — mehr oder weniger äußert. Das Mehr oder Weniger ist das Entscheidende und hat wohl deshalb, weil es bei höherer Differenzierung der Lebewesen ein Mehr und sogar ein Stets geworden ist, zur Kennzeichnung als sekundäres biologisches Grundphänomen geführt. Es erscheint jedoch müßig, die Sexualität statt als sekundäres nun als primäres Grundphänomen der Lebewesen zu kennzeichnen. Polarität ist ein Grundphänomen der Materie schlechthin, die sich im Unbelebten u. a. als Magnetismus, im

Unbelebten und Belebten u. a. als gegensinnige elektrische Ladung und im Belebten u. a. als Sexualität ausdrücken kann.

Der Wechsel von sexuellen und asexuellen Verhaltensweisen trägt nun schon bei Einzellern den eindeutigen Stempel von Phasen, die einander als Sexualphase und Asexualphase (= Neutralphase) folgen und gegenüberstehen. Fortpflanzung ist in jeder der beiden Phasen möglich. In der Neutralphase handelt es sich um ungeschlechtliche Fortpflanzung, in der Sexualphase kann es zur geschlechtlichen Fortpflanzung kommen. Bei den höheren Tieren ist die geschlechtliche Fortpflanzung zum Gesetz geworden. Ihre Sexual- oder Brunstphase gehört damit unabdingbar zur Fortpflanzung, während sich Männchen und Weibchen *zwischen* den Brunstphasen wie Neutra *verhalten*. Einen Seitenweg zu dieser Gesetzmäßigkeit hat das Sonderreich der Pflanzen beschritten, die deswegen berücksichtigt werden müssen, weil ihr Dasein sich im Dienst der Fortpflanzung erschöpft, so die Voraussetzungen für höheres Leben schaffend. Die Tatsache, daß hierbei Fortpflanzung und Sexualität miteinander und nacheinander außerordentlich variabel gekoppelt wurden, ohne daß auch auf ungeschlechtliche Fortpflanzung verzichtet wurde, hat dazu geführt, den Überblick über diesen Fragenkomplex zu erschweren. Unverkennbar ist, daß die Koppelung von Fortpflanzung und Sexualität wegen des damit verbundenen Erbfaktorenaustausches zur Mannigfaltigkeit hier der Pflanzenformen und allgemein der Lebewesenformen geführt hat, so daß die Arbeitsteilung der Zellen der Vielzeller in Soma-Zellen und Keim-Zellen auch als eine Ursache für jene Mannigfaltigkeit angesprochen worden ist.

Als Ausdruck des Erbfaktorenaustausches kommt den Chromosomen der Geschlechtszellen bzw. der Zygote vor oder nach der Befruchtung jenes Phänomen zu, das als Meiosis bezeichnet wird. Dieses Sonderphänomen steht bei Diplonten im Dienst der Keimzellenreifung und ist dabei u. a. das Mittel der Kernwert-Reduktion der Geschlechtszellen, deren Vereinigung dann wieder die notwendige Kernwert-Addition besorgt. Bei Haplonten bedürfen die Keimzellen keiner Kernwert-Reduktion, die hier aber nach der Befruchtung erfolgen muß, um den in der Zygote verdoppelten Chromosomensatz wieder auf den einfachen Satz der somatischen Phase herabzusetzen. Wegen dieser unterschiedlichen Bedeutung der Meiosis und wegen der Tatsache, daß sie zeitlich entweder vor oder nach der Befruchtung liegt, kann sie nicht als Teil der Befruchtung angesehen werden, wie dies vielfach geschieht. Chromosomenstücktausch und Reduktion der Chromosomenzahl zeigen vielmehr ihre selbständige Stellung innerhalb der sich geschlecht-

lich fortpflanzenden Lebewesen, wobei die Kernwert-Reduktion eine notwendige Regulation darstellt, während der Erbfaktorenaustausch, d. i. die Neuverteilung des Erbgutes, ihre wesentliche, fortschrittweisende Aufgabe ist.

Die Arbeit von G. LUCKHAUS zeigt, daß sich die Mühe gelohnt hat, unter derartigen Gesichtspunkten eine nomenklatorische Neuordnung des Fortpflanzungsgeschehens und der mit ihr verbundenen Phänomene vorzunehmen. Damit Gleichnamiges auch Gleichbedeutendem entspreche, war die Einführung einiger neuer Begriffe notwendig, die nicht nur im Dienst des besseren Verständnisses dieses schwer überblickbaren Gebietes stehen. Im Hinblick auf den Homologie-Vergleich der Fortpflanzung der Einzeller mit der der Vielzeller schließlich ergab sich die Richtigkeit meiner 1957 dargelegten Auffassung, die auf kürzesten Nenner gebracht lautet, daß man stets nur „rückwärts“, in Richtung vom Differenzierteren zum Undifferenzierteren, homologisieren kann.

Professor Dr. FRITZ PREUSS

Direktor am Institut für Veterinär-Anatomie
der Freien Universität Berlin

INHALT

I. Einleitung	7
II. Vermehrung und Fortpflanzung	8
III. Sexualität und Fortpflanzung	11
IV. Keimzellen	15
A. Gameten	16
B. Agameten	18
V. Befruchtung	21
VI. Fortpflanzungs-Arten	28
A. Synonyma und bisherige Gliederung	28
B. Neugliederung	29
1. Die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung	34
2. Die polycytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung	35
3. Die dicytogene geschlechtliche Fortpflanzung	36
4. Die monocytogene geschlechtliche Fortpflanzung	36
VII. Anhang: Beschreibung einiger Fortpflanzungs-Erscheinungen von Pflanzen und Tieren unter dem Aspekt der oben erörterten allgemeinen Zusammenhänge und unter Berücksichtigung verschiedener Synonyma	44
A. Pflanzen	44
1. Algen	44
2. Pilze	53
3. Bryophyta	56
4. Pteridophyta	58
5. Spermatophyta	59
B. Tiere	67
1. Protozoa	68
2. Porifera	69
3. Coelenterata	69
4. Plathelminthes	69
5. Asc-helminthes	70
6. Annelida	71
7. Arthropoda	72
8. Mollusca	73
9. Echinodermata	73
10. Chordata	73
Literatur	76
Sachverzeichnis	81

I. EINLEITUNG

Die Fortpflanzung ist eine regelmäßige Lebenserscheinung, auf die der Biologe bei seinem Arbeitsmaterial unausweichlich stößt. Um ihre vielfältigen Erscheinungsformen sinnvoll beurteilen zu können, sieht sich der Spezialist gewöhnlich gezwungen, auch vergleichende Literaturstudien durchzuführen. Sie leiten den Zoologen in das Gebiet der Botanik und den Botaniker zur Zoologie. Der erwünschten Einsicht in die biologischen Zusammenhänge stellen sich allerdings oft erhebliche Schwierigkeiten entgegen, die häufig allein in der komplizierten und z. T. sehr widerspruchsvollen Nomenklatur der Fortpflanzung begründet liegen können. Diese Uneinheitlichkeit besteht nicht nur zwischen der botanischen und zoologischen Literatur, sondern auch innerhalb der Literatur dieser einzelnen Disziplinen. So werden beispielsweise selbst Grundbegriffe wie Fortpflanzung und Vermehrung, um nur diese zu nennen, sehr unterschiedlich definiert, und eine verwirrend große Anzahl Synonyma tut ein übriges, um Mißverständnisse zu begünstigen.

Aus diesen Gründen wäre es wünschenswert, die Vielzahl der für die Fortpflanzungserscheinungen im Laufe der Zeit geprägten Bezeichnungen soweit als möglich zu vereinheitlichen. Derartige Bestrebungen sind nicht neu. So haben z. B. WURMBACH und vor allem HARTMANN versucht, einen in diesem Sinne logischen und in sich geschlossenen Standpunkt zu erreichen. Während die Ergebnisse, zu denen WURMBACH gelangt ist, sich im allgemeinen nicht durchgesetzt haben, werden die Formulierungen HARTMANNs von der Literatur oft wörtlich übernommen, obwohl auch sie nicht in allen Fällen befriedigen können. Hierauf soll weiter unten näher eingegangen werden.

Mit der vorliegenden Arbeit wird der Versuch gemacht, verschiedene terminologische Probleme der Fortpflanzung und der mit ihr verbundenen Erscheinungen kritisch zu erörtern und durch eine neue Durchdenkung bekannter Fakten zu einer Vereinfachung und Vereinheitlichung der Nomenklatur der Fortpflanzung beizutragen. Die Berücksichtigung der in diesem Zusammenhang besonders häufig auftretenden

Synonyma (Sy) mag einem besseren Verständnis der einschlägigen Literatur und der Verringerung von Fehlerquellen dienen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. PREUSS, gebührt mein besonderer Dank für die mir gewiesene Arbeitsrichtung, aus der sich das obige Thema ergab, sowie für die stets großzügig gewährte Hilfe bei der Durchdringung aller diesbezüglichen Probleme.

II. VERMEHRUNG UND FORTPFLANZUNG

Vergleicht man verschiedene Definitionen des Begriffes Fortpflanzung miteinander, so überrascht die Uneinheitlichkeit der Auffassungen, die in bezug auf diesen fundamentalen Lebensvorgang bestehen und die z. T. wahrscheinlich daraus resultiert, daß das Art-Individuum nicht in jedem Falle als die „maßgebende Fortpflanzungs-Einheit“ (PREUSS, Kolleg 1959) angesehen wird.

HARTMANN geht von den Einzellern aus und sieht in der Zellteilung das Grundphänomen der Fortpflanzung. Da jede Zellteilung eine Vermehrung der Zellen zur Folge habe, seien Fortpflanzung und Vermehrung gleichbedeutend (Abb. 1, S. 38). Diese Auffassung überträgt HARTMANN auch auf die sich geschlechtlich fortpflanzenden Mehrzeller, indem er deren Gametogenese (genauer: die Vermehrungs-Periode der Gameten) mit der Zweiteilung der Einzeller vergleicht. Auch hier nähme die Individuen-Zahl durch Zellteilung zu, so daß diese „eigentliche“ Fortpflanzung ebenfalls zugleich eine Vermehrung sei. HARTMANN (1956) bezeichnet daher die Gameten als die *Produkte* der geschlechtlichen Fortpflanzung der Mehrzeller und nennt eine solche Fortpflanzung Gamogonie bzw. Gametogonie. Bei der von Einzelzellen ausgehenden sogenannten ungeschlechtlichen Fortpflanzung mehrzelliger Pflanzen handele es sich sinngemäß um Agameten und Agamogonie. HARTMANN steht also auf dem Standpunkt, daß bei Mehrzellern der „eigentliche Fortpflanzungs- und Vermehrungsvorgang“ in der *Bildung* spezifischer Fortpflanzungszellen beruhe. Anders ausgedrückt heißt das:

1. Ein Mehrzeller pflanzt sich *geschlechtlich* fort, wenn er auf dem Wege von Zellteilungen Fortpflanzungszellen (Gameten) erzeugt, die zur Kopulation bestimmt sind.
2. Ein Mehrzeller pflanzt sich *ungeschlechtlich* fort, wenn er auf dem Wege von Zellteilungen Fortpflanzungszellen (Agameten) erzeugt, die dazu bestimmt sind, sich *ohne* Kopulation — d. h. agam — zu einem neuen Individuum derselben Art zu entwickeln.

Die hiermit verdeutlichte Auffassung HARTMANNs steht im Einklang mit seiner Vorstellung, daß die Fortpflanzung der Mehrzeller mit der der Einzeller „homolog“ sei (HARTMANN, 1953). Danach ist z. B. „... die geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Tiere und Pflanzen ... nur eine Modifikation der Zellfortpflanzung der Protisten und aus der gametischen bzw. agamen Fortpflanzung der Einzelligen phylogenetisch entstanden.“

HARTMANN vernachlässigt bei seiner Interpretation der Fortpflanzung, die stets Vermehrung sei, den Unterschied zwischen Art-Individuum und Zell-Individuum. Im Gegensatz hierzu besteht nach KNOLL (1959/1960) Fortpflanzung darin, „... daß ein lebendes Individuum in einem von ihm getrennten, aber annähernd gleichen Individuum sein bisheriges Leben fortsetzt ... Es wird dadurch aus einem Individuum ein anderes Individuum, oder es entstehen mehrere neue Individuen (Vermehrung), während das Ausgangsindividuum entweder noch eine Zeitlang bestehen bleibt oder bei diesem Vorgang sein Ende findet ... Fortpflanzung und Vermehrung sind demnach an sich verschiedene Vorgänge, doch sind beide vielfach eng miteinander verbunden, manchmal in der Durchführung identisch, in anderen Fällen ist bald nur der eine, bald nur der andere der beiden Vorgänge sichtbar.“ Als Beispiel für eine Fortpflanzung ohne Vermehrung gibt KNOLL allerdings nur pflanzliche Dauerstadien an. Wir beziehen uns nicht auf solche Fälle (s. u.), führen diesen Autor aber deshalb hier an, weil er — im Gegensatz zu HARTMANN — davon spricht, daß Fortpflanzung und Vermehrung grundsätzlich nicht identisch sein müssen.

KNOLL weist auch darauf hin, daß sich in bezug auf die Fortpflanzungs-Erscheinungen bisher keine einheitlichen Auffassungen und dementsprechend auch keine einheitliche Terminologie ergeben hätten. Nur der Begriff „geschlechtliche Fortpflanzung“ sei in der botanischen und zoologischen Literatur im Sinne einer Fortpflanzung, „... die auf die Vereinigung zweier Zellen zurückgeht ...“, allgemein anerkannt. Wie weiter unten gezeigt werden wird, sind jedoch die Ansichten auch in diesem Punkte uneinheitlich.

HÄMMERLING scheint die Meinung HARTMANNs, Fortpflanzung sei stets Vermehrung, zu teilen. Er definiert (1951) die Fortpflanzung aber ganz allgemein als die Entstehung neuer Individuen aus den vorhandenen. Folgt man dieser einfachsten Formulierung, die sowohl den biologischen Tatsachen als auch den praktischen Bedürfnissen gerecht wird, dann bestehen unserer Ansicht nach folgende Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Vermehrung:

1. Fortpflanzung führt zur Vermehrung der Art-Individuen.

Bei Einzellern ist diese Art der Fortpflanzung als Zweiteilung weit verbreitet (Abb. 1, S. 38). In ihrem Verlauf wird ein Eltern-Individuum restlos in zwei Tochter-Individuen zerlegt. Dieser Vorgang bedeutet nach HARMS den immateriellen Tod des Elters. WEISMANN spricht hierbei von der potentiellen Unsterblichkeit der Einzeller.

Bei Mehrzellern vollziehen sich an dem für die Erzeugung von Nachkommen bestimmten Zell-Material (den Keimbahn-Zellen) ebenfalls Zellteilungen. Sie stellen nach HARTMANN die „eigentliche“ Fortpflanzung (= Vermehrung) dar. Da der Mehrzeller aber ein aus Keimzellen *und* Somazellen bestehendes Individuum ist, sollte er auch als Ganzes hinsichtlich seiner Fortpflanzung beurteilt werden. Unter diesem natürlichen Aspekt, der den Unterschied zwischen Art-Individuum und Zell-Individuum *nicht* vernachlässigt, kann die Vermehrung der Keimzellen nur als eine notwendige Vorbereitung der Fortpflanzung angesehen werden, die aber selbst keine Fortpflanzung darstellt. Fortpflanzung ist erst gegeben, wenn neue Art-Individuen entstehen. Das geschieht bei Mehrzellern grundsätzlich im Sinne einer *Vermehrung*, sofern nicht Umweltbedingungen entgegenstehen. Es besteht dabei die Möglichkeit, die Mehrzeller-Zygote als zeitlich früheste Stufe des Art-Individuums anzusprechen. Dabei darf man nicht übersehen, daß dort, wo sich an die Zygotenbildung eine Embryonalentwicklung anschließt, die Fortpflanzung erst mit dem Abschluß dieser Embryonalentwicklung beendet ist.¹

2. Fortpflanzung führt zur Verminderung der Art-Individuen.

Bei zahlreichen Einzellern (z. B. bei *Chlamydomonas eugametos* und bei *Amoeba diploidea*) findet die Verschmelzung ganzer Eltern-Individuen statt. Dieser Vorgang besteht im einzelnen aus Plasmogamie und Karyogamie und wird als Hologamie² bezeichnet. Er stellt also eine besondere Form der Befruchtung dar.

Betrachtet man die Hologamie zahlenmäßig, so reduziert sie die Art-Individuen zunächst auf die Hälfte, indem zwei Eltern-Individuen

¹ Diese Abgrenzung wird bei der sog. Polyembryonie bedeutsam, die u. a. beim Gürteltier als Zerfall bestimmter Furchungsstadien vorkommt und nicht selten als ein Sonderfall der ungeschlechtlichen Fortpflanzung angesprochen wird. Wir betrachten die Polyembryonie dagegen als eine Besonderheit der Embryogenese und demzufolge — weil die Embryogenese ein Teil der Fortpflanzung ist — in diesem Falle als eine Besonderheit der geschlechtlichen Fortpflanzung.

² Sy: Gamontogamie, Macrogamie.

zu einer Zygote verschmelzen. HARTMANN (1956) setzt mit seiner Interpretation der Hologamie an dieser Stelle ein und bezeichnet sie sinngemäß als eine Befruchtung ohne Fortpflanzung. Wir sind dagegen der Meinung, daß hierbei die aus der Zygote hervorgehenden Gonen nicht unberücksichtigt bleiben sollten. Da die Gonen in diesem Falle neue Art-Individuen darstellen, ist auch die als Hologamie bezeichnete Befruchtung mit Fortpflanzung verbunden. Sie führt in der Regel zu einer Vermehrung (Beispiel a), u. U. aber auch zu einer Verminderung (Beispiel b):

- a. Die bei dem Haplonten *Chlamydomonas eugametos* durch Verschmelzung zweier Eltern-Individuen entstandene Zygote keimt unter Reduktion zu vier haploiden Tochter-Individuen aus (Abb. 4, S. 39). Die Folge der Hologamie ist bei dieser Species eine Vermehrung der Art-Individuen.
- b. Bei dem Diplonten *Amoeba diploidea* können ebenfalls Geschlechtsakte auftreten. Hierbei verschmelzen zwei doppelkernige Art-Individuen zu einer Zygote (Hologamie). Die anschließenden Reifeteilungen verlaufen jedoch so, daß am Ende nur *ein* Nachkomme mit einem Doppelkern entsteht. Hier hat also die Fortpflanzung zu einer *Verminderung* der Art-Individuen geführt.

3. Fortpflanzung führt zur Zahlen-Konstanz der Art-Individuen.

Bei manchen Kieselalgen stellt die sog. Auxosporenbildung (vergl. S. 45) eine mit Geschlechtsakten gekoppelte Fortpflanzung dar, die (im Gegensatz zu anderen Typen der Auxosporenbildung) im Endresultat die Anzahl der Art-Individuen unverändert läßt. Das geschieht im einzelnen dadurch, daß sich zwei diploide Eltern-Zellen (die Kieselalgen sind einzellige Diplonten) zunächst aneinanderlagern. Jede Zelle wandelt sich sodann in zwei haploide Gameten um. Diese insgesamt vier Gameten kopulieren untereinander mit dem Ergebnis, daß zwei Tochter-Individuen entstehen, womit bei dieser Fortpflanzung die *Zahlen-Konstanz* der Art-Individuen gegeben ist.

III. SEXUALITÄT UND FORTPFLANZUNG

Sexualität und Fortpflanzung sind zwei grundsätzlich voneinander unabhängige Erscheinungen des Lebens. Sie können jede für sich allein auftreten oder miteinander verbunden sein. Dementsprechend kommt es entweder 1. zu einer Fortpflanzung ohne Sexualität (ungeschlecht-

liche Fortpflanzung) oder 2. zu einem sexuellen Verhalten ohne Fortpflanzung (z. B. Konjugation der Ciliaten) oder 3. zu einer Fortpflanzung mit Sexualität (geschlechtliche Fortpflanzung). Letztere ist im allgemeinen mit Befruchtung gekoppelt und führt dann zu einer Neukombination des Erbgefüges. Das ist bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht der Fall.

Das Wesen der Sexualität ist eingehend von HARTMANN geschildert worden. In seinem umfassenden Werk „Die Sexualität“ (1956) findet man allerdings nicht ohne weiteres Antwort auf die Frage, wie der Begriff Sexualität exakt zu definieren sei. Bestimmte Stellen geben jedoch Anhaltspunkte, so z. B. die Bemerkung, „Sexualität im engeren Sinne“ sei die allgemeine bipolare Zweigeschlechtlichkeit. An anderer Stelle (1953) definiert HARTMANN die Sexualität als den Gegensatz von männlich und weiblich.

Nach HENDERSON (1953) ist die Sexualität die Gesamtheit von Eigenschaften, Organen und Funktionen, durch die ein Lebewesen als männlich oder weiblich klassifiziert wird.

Lange Zeit hat man die Sexualität nur im Zusammenhang mit dem Geschlechts-Dimorphismus gesehen, wie er im allgemeinen von den höheren Metazoen und Metaphyten her geläufig ist. Seit den Versuchen von JOLLOS, GEITLER, MOEWUS u. a. steht jedoch fest, daß sich die bipolare Zweigeschlechtlichkeit u. U. allein in der Erzeugung geschlechtsverschiedener chemischer Stoffe, der Andro- und Gynogamone, äußern kann. Dies trifft z. B. für zahlreiche Protisten zu. In diesem Sinne ließ sich bisher bei fast allen Lebewesen das Vorhandensein von Sexualität nachweisen, so daß man nach HARTMANN (1953) heute dazu neigt, diese Eigenschaft genauso wie etwa Assimilation und Dissimilation als eine *allgemeine* Lebenserscheinung anzusehen. Diese Auffassung wird um so verständlicher, wenn man sich vergegenwärtigt, daß uns Polarität in der Natur nahezu überall entgegentritt und die Sexualität — neben Elektrizität, Magnetismus usw. — nur eine Sonderform dieses Prinzips zu sein scheint.

Die Gesamtheit der bisherigen Beobachtungen und Experimente über sexuelle Erscheinungen haben ihren Ausdruck in den HARTMANNschen Sexualitäts-Gesetzen gefunden. Es sind dies:

1. Das Gesetz der allgemeinen bipolaren Zweigeschlechtlichkeit.
2. Das Gesetz der allgemeinen bisexuellen Potenz.
3. Das Gesetz der relativ verschiedenen Stärke der männlichen und weiblichen Determinierung.

Die Allgemeingültigkeit dieser Gesetze erfährt allerdings insofern eine Einschränkung, als bestimmte Organismen-Gruppen bisher keinerlei Sexualitäts-Erscheinungen beobachten ließen. Zu diesen „asexuellen“ Außenseitern haben lange Zeit außer den Blaualgen auch die Bakterien gezählt. Während sich für die Blaualgen bis heute keine Anhaltspunkte für eine zweigeschlechtliche Differenzierung ergeben haben, liefern LEDERBERG (1947) durch Kreuzungsversuche mit strahleninduzierten Mutanten von *Escherichia coli* den indirekten Beweis für das Vorhandensein von Sexualität auch bei Bakterien. Diese genetischen Befunde wurden durch die direkten Beobachtungen der Sexual-Zyklen sternbildender Bakterien (*Rhizobium*) von HEUMANN (1956) ergänzt. Hierbei gelang es, die Phasen der „Sternbildung“ (= Aneinanderlagerung), „Kopfbildung“ (= Zentralisation der Zellkerne), Kopulation, Zygotenbildung und Zygotenkeimung abzugrenzen. Diese Tatsachen beweisen eindeutig, daß die HARTMANNschen Sexualitäts-Gesetze auch für bestimmte Bakterien gültig sind.

Die Beziehungen, die zwischen Sexualität und Fortpflanzung bestehen, werden in der Literatur keineswegs einheitlich formuliert. Es werden vielmehr die einzelnen Fortpflanzungs-Arten in unterschiedlicher Weise gegeneinander abgegrenzt und entsprechend verschieden benannt.

Wenn z. B. KNOLL, wie bereits angeführt wurde, die geschlechtliche Fortpflanzung im Sinne eines Zeugungsprozesses erwähnt, der auf die Vereinigung zweier Zellen *zurückgeht*, so wertet er offenbar die Befruchtung hierbei als ein wesentliches Kriterium. Diese Auffassung drückt auch die in der Literatur vorkommende Bezeichnung „digene Fortpflanzung“ aus, die mit geschlechtlicher Fortpflanzung synonym ist.

HÄMMERLING (1951) sagt in diesem Zusammenhang: „Die geschlechtliche Fortpflanzung als solche ist beendet, wenn zwei geschlechtsverschiedene Keimzellen verschmolzen sind, d. h. wenn Befruchtung erfolgt ist.“

HARTMANN (1956) spricht dagegen von geschlechtlicher Fortpflanzung (Gamogonie), wenn Fortpflanzungszellen (Gameten) gebildet werden, die „... normalerweise zur Befruchtung und Reduktion bestimmt sind“. Danach ist die Befruchtung *nicht* als ein notwendiger Bestandteil der geschlechtlichen Fortpflanzung anzusehen. Außerdem steht HARTMANN auf dem Standpunkt, daß man von einer „eigentlichen“ geschlechtlichen Fortpflanzung erst dann sprechen könne, „... wenn die Gameten von den vegetativen Individuen verschieden

sind und durch einen besonderen Fortpflanzungsakt gebildet werden...“. Ein solcher besonderer Fortpflanzungsakt liegt dann vor, wenn die Gameten von einer bestimmten Mutterzelle in spezifischer Weise (meistens in Mehrzahl) erzeugt werden, d. h. also, wenn die sog. Merogameten entstehen.

Diese Auffassung, der wir nicht beipflichten, wird bei bestimmten Protisten bedeutsam, bei denen es zwar zur Befruchtung (in Form einer Hologamie), nicht aber zur Bildung von Merogameten kommt. Das mögen folgende Beispiele erläutern:

1. Die einzellige Grünalge *Chlamydomonas eugametos* (Flagellat) ist ein Haplont. Ihre Fortpflanzung (vgl. Abb. 4, S. 39) erfolgt entweder mitotisch durch Zweiteilung, also ungeschlechtlich, oder geschlechtlich, indem zwei haploide Individuen zu einem diploiden Stadium (Zygote) verschmelzen und anschließend durch Reduktion (Meiose) wieder in haploide Zellen zerlegt werden. Die kopulierenden Zellen erweisen sich ausschließlich durch ihr Verhalten als Gameten. Sie unterscheiden sich morphologisch in keiner Weise von jenen Art-Individuen, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen, bzw. von Art-Individuen, die sich in der vegetativen Phase befinden.

HARTMANNS Entscheidung, hier nur die Zweiteilung als Fortpflanzung gelten zu lassen, erklärt sich daraus, daß für ihn die Hologamie eine Befruchtung ohne Fortpflanzung ist. Hiergegen ist weiter oben Stellung genommen worden.

2. Die Fortpflanzung von *Chlorogonium oogamum* wäre nach der HARTMANNSchen Auffassung noch eigenartiger zu beurteilen, da es sich hier um einen Einzeller handelt, der nur im männlichen Geschlecht Merogameten ausbildet, während sich der gesamte Zell-Inhalt eines weiblichen Art-Individuums in eine Eizelle umwandelt. In bezug auf die Befruchtung von *Chlorogonium oogamum* sagt HÄMMERLING (1951): „Bei dieser Art liegt im weiblichen Geschlecht Hologamie, im männlichen Merogamie vor.“ Demnach wäre bei dieser Species die über die Eibefruchtung erfolgende Erzeugung von Nachkommen im Sinne HARTMANNS nur vom männlichen Geschlecht aus gesehen eine geschlechtliche Fortpflanzung!

WURMBACH (1935) vertritt eine wiederum andersartige Auffassung, die auf der Tatsache basiert, daß der Befruchtung (= Kopulation) eine Reduktion (= Sporogonie nach WURMBACH) zu folgen pflegt. WURMBACH steht daher auf dem Standpunkt, daß Befruchtung und Reduktion *zusammen* die geschlechtliche Fortpflanzung bilden. Wenn man

dieser Definition folgt und vor allem hierbei auch die von WURMBACH angeführte Reihenfolge (1. Kopulation, 2. Sporogonie) beachtet, kommt man zu der Schlußfolgerung, daß sich z. B. bei höheren Metazoen zwei Eltern-Tiere noch nicht geschlechtlich fortgepflanzt haben, wenn sie durch Befruchtung Nachkommen erzeugen, sondern daß erst dann die geschlechtliche Fortpflanzung abgeschlossen ist, wenn diese Nachkommen — u. U. erst nach Jahren — bei ihrer Ei- bzw. Samenzellreifung die Meiose vollzogen haben. Im Hinblick auf die Vermehrung beurteilt WURMBACH (ähnlich wie HARTMANN) die geschlechtliche Fortpflanzung folgendermaßen: „Die Vermehrung der Metazoen erfolgt nicht durch die geschlechtliche Fortpflanzung (Kopulation und Sporogonie), sondern durch die Vermehrung der Keimbahnzellen (Gonocyten).“ WURMBACH ist der Ansicht, daß die Gamogonie (= geschlechtliche Fortpflanzung nach HARTMANN) eine Modifikation der Agamogonie sei und daher als eine „Sonderform der ungeschlechtlichen Fortpflanzung“ bezeichnet werden müsse. Damit befindet sich WURMBACH terminologisch in direktem Gegensatz zu HARTMANN.

Um in diesem Zusammenhang nochmals das Gemeinsame und den Gegensatz zwischen HARTMANN und WURMBACH herauszustellen, sei betont, daß beide Autoren darin übereinstimmen, daß der Vorgang der Gametenbildung als Fortpflanzung (im Sinne einer Vermehrung) anzusehen sei. Während jedoch HARTMANN die Gametenbildung (Gamogonie) als die eigentliche geschlechtliche Fortpflanzung bezeichnet, gilt sie bei WURMBACH als ungeschlechtliche Fortpflanzung (genauer: als eine Sonderform der ungeschlechtlichen Fortpflanzung). Die geschlechtliche Fortpflanzung setzt sich nach WURMBACH aus Befruchtung (Kopulation) und Reduktion (Miose, Sporogonie) zusammen.

IV. KEIMZELLEN

Als Keimzellen werden solche Einzelzellen bezeichnet, die aufgrund bestimmter Eigenschaften für die Fortpflanzung besonders geeignet sind. Im allgemeinen rechnet man zu diesen spezifischen Fortpflanzungs-Zellen Gameten und Agameten. Diese Begriffe reserviert man meistens für die reifen Keimzellen. Unreife Keimzellen werden dagegen Gonocyten genannt. Erfolgt die Ausdifferenzierung der Keimzellen über eine Meiose, so werden sie nach RENNER auch als Gonen bezeichnet. Zellen, die Gonen produzieren, sind Gonotokonten³.

³ Sy: Gonokonten, Meiocyten, Auxocyten.

A. Gameten

Für die in der Regel kopulierenden Keimzellen ist von STRASBURGER (1877) die Bezeichnung Gameten⁴ eingeführt worden. Deren Unterscheidung in männliche und weibliche Gameten erfolgt nach physiologischen und morphologischen Merkmalen.

Treten nur physiologische Merkmale auf, dann spricht man von Isogameten und kennzeichnet die beiden Geschlechter u. U. auch mit + und —, ohne dabei das einzelne Zeichen regelmäßig einem *bestimmten* Geschlecht zuzuordnen. Die Kopulation der Isogameten heißt Isogamie⁵.

Lassen sich die beiden Geschlechter der Gameten durch einen Dimorphismus differenzieren, so bezeichnet man sie als Anisogameten⁶. Die weiblichen Gameten (Gynogameten) sind in diesen Fällen die größeren und werden Makrogameten⁷ genannt, während die männlichen Gameten (Androgameten) die kleineren sind und Mikrogameten heißen. Die Kopulation der Anisogameten wird als Anisogamie bezeichnet. Von Oogamie spricht man dann, wenn zwei extrem anisomorphe Gameten, nämlich Eizelle⁸ und Samenfaden⁹ miteinander kopulieren.¹⁰

Unabhängig vom Geschlecht werden die Gameten auch nach der Art der Zellteilung benannt, aus der sie hervorgehen. Sind die Gameten das Ergebnis einer Meiose, so heißen sie Gonen bzw. Gonogameten. Eine besondere Bezeichnung für Gameten, die das Ergebnis einer Mitose sind, konnte nicht gefunden werden. Da eine solche Sonderbezeichnung für die Nomenklatur der Fortpflanzung zweckdienlich erscheint, bezeichnen wir künftig alle mitotisch entstandenen Gameten als *Mito-*

⁴ Die Bezeichnung Gamet leitet sich aus dem Griechischen ab (γαμετης = der Ehemann) und ist mit folgenden Termini synonym: Sexual- bzw. Geschlechtszellen, geschlechtliche Fortpflanzungs- bzw. Keimzellen, Gamocyten, conjugating germ-cells.

⁵ In bezug auf physiologische Unterschiede zwischen kopulierenden Isogameten vgl. die „Gruppenbildung“ bei bestimmten Braunalgen auf S. 48.

⁶ Sy: Heterogameten.

⁷ Sy: Megagameten.

⁸ Sy: Oogamet, Oosphaere.

⁹ Die Samenfäden werden allgemein auch als Spermien, in der Botanik meistens als Spermatozoiden (Sy: Mikrozooiden, Zoospermien, Androcyten), in der Zoologie als Spermatozoen bezeichnet.

¹⁰ Die Eizelle ist in der Regel unbeweglich, der Samenfaden beweglich. Diese Eigenschaften haben zu den (offenbar nur in der Botanik üblichen, auf das Tierreich aber durchaus übertragbaren) Bezeichnungen Aplanogameten für die unbeweglichen und Planogameten (Zoogameten) für die beweglichen Gameten geführt.

Gameten. Ihnen werden die aus einer Meiose hervorgegangenen Gameten als *Meio-Gameten* gegenübergestellt.

Gameten, die sich ohne Kopulation zu neuen Art-Individuen entwickeln, heißen Parthenogameten¹¹. Ihr Verhalten erinnert an die gleichsam amphotere Potenz der Fortpflanzungs-Zellen von manchen niederen Organismen, die sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln können. Bei dem Einzeller *Chlamydomonas eugametos* kann sich sogar jedes haploide Art-Individuum — gewissermaßen wahlweise — hologam oder agam fortpflanzen.

Abschließend seien die wesentlichsten Bezeichnungen jener Zellen und Organe genannt, die Gameten produzieren: Eltern-Zellen von Gameten heißen allgemein Gametocyten¹². Bei niederen Pflanzen haben diese Zellen den Wert von Geschlechtsorganen und werden deshalb wie diese meistens Gametangien genannt. Bei höheren Metazoen versteht man dagegen unter Gametocyten undifferenzierte Vorstufen von Gameten, wie z. B. die Oocyten¹³ und Spermatocyten. Spezielle Bezeichnungen für die Geschlechtsorgane der Pflanzen sind: Isogametangien (für die einzelligen Gametangien der Thallophyten, die Isogameten erzeugen), Anisogametangien (für die einzelligen Gametangien der Thallophyten, die Anisogameten erzeugen)¹⁴, Oogonien und Antheridien (für die einzelligen Gametangien der Thallophyten, die Eier bzw. Spermatozoiden erzeugen), Archegonien und ebenfalls (!) Antheridien (für die *mehrzelligen* weiblichen und männlichen Gametangien der Moos- und Farnpflanzen), Karpogone und Spermatangien (für die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane der Rotalgen), Askogone und Antheridien (für die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane der Schlauchpilze).

Die gametenerzeugenden Geschlechtsorgane der Metazoen heißen sowohl im indifferenten wie im ausdifferenzierten Stadium Gonaden¹⁵. Im übrigen werden die weiblichen Gonaden Ovarien¹⁶, die männlichen Testes¹⁷ genannt.

¹¹ Ein Parthenogamet dürfte dem Wortsinne nach nur ein weiblicher Gamet sein, weshalb ein männlicher Gamet, der sich agam zu einem neuen Art-Individuum entwickelt, z. B. als *Ephebogamet* zu bezeichnen wäre.

¹² Sy: Gamonten, Gametogonien, Gametangien, Gametenbehälter.

¹³ Terminologisch inkonsequent ist übrigens die Verwendung der deutschen Übersetzung des Wortes Oocyt (nämlich Eizelle) für das reife Ovum!

¹⁴ Anisogametangien werden häufig auch als Gyno- (bzw. Makro-) und Andro- (bzw. Mikro-) Gametangien spezifiziert.

¹⁵ Sy: Keimdrüsen.

¹⁶ Sy: Eierstöcke.

¹⁷ Sy: Hoden.

B. Agameten

Agameten sind nichtkopulierende Keimzellen. Außer bei Sporozoen treten sie nur im Pflanzenreich auf. Ihr am meisten verbreitetes Synonym Spore¹⁸ wurde seinerzeit von LINK (1767—1851) geprägt. Es wird in der Botanik aber nicht nur als Bezeichnung für spezifische Fortpflanzungszellen, sondern auch für bestimmte Körperzellformen (Ruheformen) und für bestimmte Befruchtungsstadien (Zygoten) verwendet.

KNOLL (1959/60) vertritt die Ansicht, daß sich die möglichst weite Fassung des Begriffes Spore bewährt habe, und definiert eine Spore als „... Zelle, die sich von einem Organismus freimacht und in einer hierfür geeigneten Umwelt entweder sogleich oder nach einer Ruhepause ein zu derselben Art gehöriges Individuum hervorbringt“. In diesem Falle beinhaltet der Begriff Spore außer spezifischen Fortpflanzungszellen also auch noch bestimmte somatogene Bildungen, nämlich die vegetativen Dauerstadien¹⁹. Derartige Ruheformen entstehen aus somatischen Zellen, die durch bestimmte Milieu-Faktoren dazu veranlaßt werden, sich zum Zwecke des Überlebens zu „versporen“, d. h. in der Regel besonders widerstandsfähige Hüllen auszubilden und vorübergehend in einen mehr oder weniger anabiotischen Zustand überzugehen. Unter geeigneten Lebensbedingungen keimen diese Dauerstadien wieder zu neuen vegetativen Individuen aus. Ohne etwas dagegen grundsätzlich einwenden zu wollen, daß die Dauerstadien häufig als Sporen bezeichnet werden, würden wir sie lieber, wie es z. T. üblich ist, Cysten nennen, um dadurch Verwechslungen mit Agameten (d. h. mit Keimzellen im Sinne unserer Definition) vorzubeugen, für die wir allein das Synonym Spore²⁰ reservieren möchten.

Aus dem gleichen Grunde sollte vermieden werden, solche Zygoten, die eine Ruhephase durchlaufen und daher auch Hypnozygoten²¹ heißen, als Sporen zu bezeichnen²².

¹⁸ griech.: σπορος = Keim, Saat.

¹⁹ Sy: Dauersporen, Ruhesporen, Hypnosporen, Paulosporen, Cysten, resting spores. Bestimmte Dauerstadien der Pilze heißen: Chlamydosporen (Sy: Mantelsporen), Oidien (Sy: Oidiosporen), Gemmen (Sy: Dauerkonidien). Bei Blaualgen kommen z. B. Ruheformen durch Kontraktion der Protoplasten und durch Reservestoffspeicherung zustande. Sie werden Akineten (Sy: Dauersporen, Arthropsoren, Ruhezellen, Ruheakineten, resting cells) genannt.

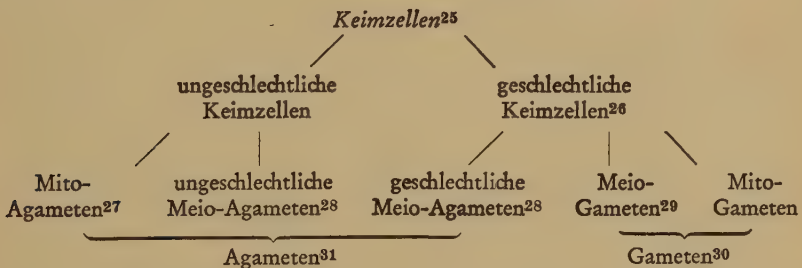
²⁰ Wenn wir trotzdem dieses Synonym kaum verwenden, sondern fast ausschließlich von Agameten sprechen, so beruht das auf dem trefflichen Gegensatz dieses Begriffes zu dem Begriff Gameten.

²¹ Sy: Cystozygoten.

²² Das Produkt einer Iso- bzw. Anisogamie nennt man in diesen Fällen oft Zygo-spore (Sy: Hypnozygospore, Hypnospore), das Produkt einer Oogamie

Im Zusammenhang mit spezifischen Fortpflanzungszellen versteht man unter Sporen im allgemeinen ungeschlechtliche Keimzellen. Diese Auffassung geht weniger davon aus, daß sich eine Spore agam zu einem neuen Art-Individuum zu entwickeln pflegt (auch Parthenogameten verhalten sich ja agam!), sondern basiert vor allem auf der Tatsache, daß die Mehrzahl aller Sporen geschlechtlich indifferent erscheint. Einmal treten aber bei diöcischen Moospflanzen bereits männliche und weibliche Sporen auf, deren Geschlecht allerdings morphologisch noch nicht kenntlich ist, sondern nur aus dem Geschlecht der aus ihnen hervorgehenden männlichen oder weiblichen Gametophyten erschlossen werden kann. Zum anderen weisen die Sporen bestimmter Farne sogar einen Geschlechts-Dimorphismus auf, wie ihn die Anisogameten besitzen. Obwohl also diese eben genannten Sporen nicht kopulieren, sind sie u. E. aufgrund ihrer sexuellen Differenziertheit entgegen bisherigen Gepflogenheiten als Geschlechtszellen (genauer: geschlechtliche Meio-Agameten, s. u.) zu bezeichnen.

Während meiotisch entstandene Sporen allgemein Gonosporen²³ heißen, werden mitotisch entstandene Sporen als Gonidien bezeichnet. Analog zu den für Gameten angeführten Termini nennen wir künftig alle Gonosporen *Meio-Agameten*²⁴ und alle Gonidien *Mito-Agameten*. Diese Terminologie verbinden wir mit nachstehender Neugliederung der Keimzellen:



Oospore. Mitunter werden sogar Gameten Gymnosporen genannt. Auch der Inhalt eines Gametangiums wird als Spore (Sy: Azygospore, Parthenospore) beschrieben, wenn er sich, wie es z. B. bei der Alge *Spirogyra* infolge einer durch Außenfaktoren gestörten Gametangiangamie geschehen kann, als Ganzes in ein keimfähiges Stadium umwandelt.

²³ Sy: Meiosporen, Tetrasporen.

²⁴ WURMBACH (1935) plädiert dafür, nur diese Meio-Agameten als Sporen zu bezeichnen.

²⁵ Sy: Gonocyten, Keimbahnzellen, Totipotenzzellen.

²⁶ Sy: Geschlechts- bzw. Sexualzellen.

Organe, die Sporen erzeugen, werden ganz allgemein Sporangien (Sy: Agametangien, Gonidangien, Sporenmutterzellen) genannt. Vollziehen sich an dem sporogenen Material eines Sporangiums Reifeteilungen, so wird es auch als Meiosporangium bezeichnet. Im Hinblick auf die Beweglichkeit ihrer Sporen heißen die Sporangien auch Plano-

27 Sy: Gonidien.

28 Sy: Meiosporen, Tetrasporen, Gonen.

29 Sy: Gonogameten, Gonen.

30 Sy: Gamocyten.

31 Sy: Sporen. Die Zahl der für den Begriff Spore gebräuchlichen Synonyma ist besonders groß und spiegelt oft die für den Einzelfall charakteristischen Merkmale von Sporogonie und Sporenmorphologie wider. Da es auch in dieser Beziehung keine einheitliche Terminologie gibt, seien (in Anlehnung an eine Zusammenstellung von ENGLER, 1954) die häufigsten Sporen-Synonyma folgendermaßen gruppiert:

I. Exosporen

Exosporen entstehen durch terminale Abgliederung von bestimmten Trägerzellen, den Konidienträgern (Sy: Konidiophoren). Synonym mit Exosporen sind die Bezeichnungen: exogene Sporen, akrogene Sporen, Konidien, Exokonidien, Stylokonidien, Ektosporen, apikale Sporen, terminale Sporen, Acrosporen.

Bei Pilzen kommen folgende Exosporen-Typen vor: Einzelkonidien, Reihenkonidien (Sy: Konidioketten), Basidiosporen (Sy: Sporidien, Basidiogonidien). Speziell die Uredinales (Rostpilze) besitzen: Aecidiosporen, die paarkernig sind und reihenweise abgeschnürt werden (Sy: Aeciosporen), Uredosporen (Sy: Sommersporen, Protosporen, Beisporen; dickwandige Uredosporen werden auch Amphisporen genannt) und Teleutosporen (Sy: Wintersporen, Teleutogonidien).

II. Endosporen

Endosporen entstehen innerhalb eines bestimmten Behälters, des Sporangiums (Sy: Gonidangium). Synonym mit Endosporen sind die Bezeichnungen endogene Sporen, Endokonidien, Sporangiosporen, Konidien, Gonidien, Entosporen, Entogonidien.

1. Isosporen (Sy: Homosporen)

Wenn die Sporen eines Sporophyten unter sich morphologisch gleichartig sind, spricht man von Isosporen. Isosporie deckt sich im allgemeinen mit sexueller Undifferenziertheit.

a. Planosporen

Planosporen sind durch eine bis mehrere Geißeln bzw. durch einen Geißelkranz aktiv beweglich. Synonyme Bezeichnungen sind: Zoosporen, Zoogonidien, Schwärmsporen, Schwärmer, Planeten. Die bei der Alge *Vaucheria* auftretenden vielgeißeligen Sporenverbände werden Synzoosporen genannt. Sog. Karpozoosporen besitzt die Alge *Coleochaete*.

b. Aplanosporen (Sy: Akineten)

Aplanosporen sind unbewegliche und meist derbwandige Agameten. Sie werden Autosporen genannt, wenn sie ihren Mutterzellen im Aussehen gleichen, ohne dieselben bereits verlassen zu haben.

Bei Rotalgen kommen verschiedene Aplanosporen-Typen vor: Tetrasporen (infolge einer Reduktion), Polysporen (infolge vielfacher Zellteilung), Monosporen (infolge Einzelbildung), Parasporen (die in

sporangien (Sy: Zoosporangien, Schwärmsporangien) bzw. Aplano-sporangien. Letztere können unterteilt werden in: Tetrasporangien, Polysporangien, Parasporangien, Monosporangien, Karposporangien und Asci. In den Fällen von Heterosporie wird ein bestimmter Geschlechtscharakter der Sporangien durch die Bezeichnungen Mikrosporangium (= Androsporangium = männliches Sporangium) und Makrosporangium (= Gynosporangium = weibliches Sporangium = Megasporangium) ausgedrückt. Die Basidien (Sy: Sporenkolben, Ständer) der Ständerpilze betrachtet man auch als Sporangien mit exogener Sporenbildung.

V. BEFRUCHTUNG

Der kausalen Erklärung des Befruchtungs-Phänomens dienten bisher verschiedene Hypothesen. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts sollen es nach HARTMANN (1953) bereits über 400 gewesen sein! Von ihnen seien hier nur diejenigen erwähnt, die bis in die neuere Zeit hinein diskutiert worden sind.

Nach der Verjüngungshypothese, die BÜTSCHLI für Infusorien aufstellte, galt die Befruchtung als physiologische Notwendigkeit, die nach einer Reihe von ungeschlechtlichen Fortpflanzungsakten (Mitosen) auftreten müßte, um eine senile Degeneration der Nachkommen zu verhindern und damit die Erhaltung der Art zu gewährleisten.

R. HERTWIG glaubte, daß die ausschließliche Fortpflanzung durch Zellteilung eine Veränderung der normalen Kern-Plasma-Relation nach sich ziehen würde und die Befruchtung daher einem Regulationsbedürfnis der Zellen entspräche.

Die infolge ungünstiger Kulturbedingungen in entsprechenden Versuchen (MAUPAS, HERTWIG, CALKINS) tatsächlich aufgetretenen De-

verästelten Reihen oder in Haufen auftreten und auch Seirosporen bzw. Seirogonidien genannt werden), Karposporen (bei denen es sich um nackte, einzeln gebildete Sporen handelt; Sy: Karpogonidien). Die Aplanosporen mancher Algen bilden sich zu Cysten (Sy: Cystosporen, Hypnosporen, Hypnocysten) um, indem sich ihre Protoplasten kontrahieren und innerhalb der ursprünglichen Zellbegrenzung neue verdickte Membranen entwickeln, die mitunter verkieselt sind (Kieselcysten).

2. *Anisosporen* (Sy: Heterosporen)

Anisosporen sind sexuell determiniert und werden von uns daher als Geschlechtszellen angesprochen (s. o.). Männliche und weibliche Sporen unterscheiden sich in der Größe und heißen entsprechend Mikrosporen (= Androsporen = männliche Sporen) und Makrosporen (= Gynosporen = weibliche Sporen = Megasporen).

generationserscheinungen unterstützten zunächst diese Auffassungen. Doch wurde besonders durch die langjährigen Versuche von HARTMANN an *Eudorina elegans* (Volvocineae) die Verjüngungshypothese der Befruchtung (und damit auch die Annahme HERTWIGS) widerlegt, da es gelungen war, fast 9000 Generationen ohne Alterungserscheinungen agam zu züchten.

Auch die Amphimixis-Lehre WEISMANNs konnte nicht als eine kausale Erklärung der Befruchtung angesehen werden, weil die Keimplasma-Mischung (= Amphimixis) zwar gewöhnlich das Resultat einer Befruchtung, nicht aber deren Ursache ist.

Erst die von BÜTSCHLI (1887—89) und SCHAUDINN (1905) unabhängig voneinander aufgestellte Sexualitäts-Hypothese führte zu einer inzwischen durch CORRENS, GOLDSCHMIDT, MORGAN, BURGEFF, KNIEP, HARTMANN u. a. wissenschaftlich begründeten Erklärung für die Beweggründe der Befruchtung. Sie wird heute als Sexualitäts-Theorie der Befruchtung allgemein anerkannt und basiert auf der Erkenntnis, daß die sich in der Verschmelzung zweier geschlechtsverschiedener Gameten ausdrückende Sexualität als Ursache der Befruchtung angesehen werden muß (HARTMANN, 1953, sinngemäß).

Die Befruchtung selbst stellt nach HARTMANN (1956) „... nicht einen einfachen Vorgang dar wie die Gametenkopulation, sondern ... ist der Ablauf eines komplizierten Geschehens, das schon vor der Kopulation mit der sexuellen Differenzierung beginnt und mit den meiotischen Vorgängen zum Abschluß gelangt.“ Zusammenfassend formuliert derselbe Autor: „Befruchtung ist die Verschmelzung zweier geschlechtlich verschiedener Zellen oder Kerne (Gameten, Gametenkerne) mit darauffolgender Reduktion (Meiose).“ Die mit der Befruchtung meist verbundene Entwicklungserregung ist nach HARTMANN nicht als ein wesentliches Merkmal der Befruchtung anzusehen, sondern stellt nur deren mehr oder weniger unwesentliche (allerdings namensgebende) Folgeerscheinung dar. Die Meiose sei dagegen ein wesentlicher Teil einer jeden Befruchtung. Sie wird von HARTMANN als letzte Etappe der „Befruchtungs-Kette“³² angesehen.

Wendet man die HARTMANNSche Definition des Begriffes Befruchtung z. B. auf höhere Metazoen an, so würde deren Befruchtung mit der Verschmelzung der von den Eltern stammenden Gameten beginnen

³² Die Befruchtungs-Kette im Sinne HARTMANNS stellt eine außerordentlich weite Fassung des Befruchtungsvorganges dar und erstreckt sich im einzelnen über die Etappen der sexuellen Differenzierung, Gametenbildung, Gametenkopulation, Karyogamie, Chromosomenkonjugation und Meiose.

und mit den Reifeteilungen während der Gametogenese des Nachkommens enden. Zwischen diesen beiden Etappen liegt z. B. beim Menschen eine Zeitspanne von mehr als einem Jahrzehnt!

Bei hologamen Einzellern würde die Befruchtung im Sinne HARTMANNs dagegen mit der Verschmelzung der Kopulanten beginnen und mit der Erzeugung neuer Art-Individuen enden. Die Befruchtung wäre hier also zugleich eine Fortpflanzung (im Sinne der Definition HÄMMERLINGS: Fortpflanzung ist die Entstehung neuer Individuen aus den vorhandenen). Überdies wären z. B. Befruchtung und *geschlechtliche* Fortpflanzung in jedem Falle identisch, wenn man die Befruchtung im Sinne HARTMANNs (= Gametenverschmelzung + Meiose) und die Fortpflanzung im Sinne WURMBACHS (= Kopulation + Sporogonie) interpretieren würde.

Wir sehen dagegen mit BOVERI (1902) nur in der Vereinigung zweier geschlechtsverschiedener Gameten die Befruchtung (Kopulation) und beziehen die Meiose *nicht* in die Definition der Befruchtung mit ein. Die Meiose stellt mit PREUSS (Kolleg 1959) ein selbständiges Phänomen dar, dem bei Diplonten und Haplonten eine ganz unterschiedliche Bedeutung zukommt. Während nämlich die Meiose bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Diplonten innerhalb der Gametogenese auftritt und zur Bildung der reifen haploiden Geschlechtszellen führt, d. h. der Befruchtung vorausgeht, vollzieht sie sich bei Haplonten an der Zygote. Sie findet hier also nach der Befruchtung statt und führt zur Einstellung der vegetativen Zellen auf den haploiden Chromosomensatz. Mit PREUSS stimmen wir auch darin überein, daß die klassifizierenden Bezeichnungen für die Meiose nicht zygotische, gametische und intermediäre Meiose lauten sollten, da sonst einmal jene Zelle namengebend ist, in der die Meiose stattfindet (die Zygote), ein andermal jene Zelle, die das Resultat der Meiose ist (der Gamet) und ein drittes Mal eine bestimmte Entwicklungsphase innerhalb eines Generationswechsels (nämlich der mit Sporogonie verbundene Übergang vom Sporophyten zum Gametophyten). Demgegenüber ist einer einheitlichen Bezeichnungsweise der Vorzug zu geben. Diese ist am sinnfälligsten möglich, wenn man sich *stets* auf jene Zelle bezieht, in der die Meiose abläuft, so daß der zygotischen Meiose die *gametocytische* und *agametocytische* Meiose zur Seite stehen. Eine einheitliche Bezeichnungsweise, die *stets* auf der „Ergebniszelle“ der Meiose basiert, wäre ebenfalls denkbar. Eine solche Klassifizierung überschreitet jedoch den Rahmen unserer Betrachtung und wird deshalb hier nur in bezug auf ihre Möglichkeit erwähnt. In diesem Zusammenhang sei bereits darauf hingewiesen, daß

meiotisch entstandene Agameten (Meio-Agameten) Keimzellen sind, die wegen des Zusammenhanges der Meiose mit der geschlechtlichen Fortpflanzung dem geschlechtlichen Fortpflanzungsgeschehen näher stehen als z. B. die Mito-Agameten (vgl. Abb. 9, S. 42).

Der Kernphasenwechsel (d. h. der Wechsel der Chromosomenzahl) besteht darin, daß haploide Zellen durch Kopulation in einen diploiden Zustand gelangen und auf dem Wege der Reduktion³³ wieder auf haploide Verhältnisse zurückgeführt werden. Die Phase der einfachen Chromosomensätze heißt Haplophase³⁴, die der doppelten Chromosomensätze Diplophase³⁵. Die heute allgemein übliche Einteilung des Kernphasenwechsels (KW) in bestimmte Typen geht auf WILSON zurück und richtet sich nach dem Zeitpunkt des Überganges von der Diplophase zur Haplophase, d. h. nach dem Auftreten der Reduktion:

a. *Zygotischer KW* (Haplonten-Typ)

Die Reduktion der Chromosomenzahl vollzieht sich in der Zygote und wird daher zygotische Meiose³⁶ genannt. Dieser Typ des KW kommt bei Haplonten vor, so z. B. bei der Jochalge *Spirogyra* (vgl. auch Abb. 5 und 6, S. 40).

b. *Gametischer KW* (Diplonten-Typ)

Die Reduktion erfolgt bei der Gametogenese und wird deshalb als gametische (bzw. gametocytische, s. o.) Meiose bezeichnet. Der gametische KW kommt bei Diplonten vor, so z. B. bei Heliozoen, Diatomeen und Metazoen (vgl. Abb. 7 und 8, S. 41).

c. *Intermediärer KW* (Diplohaplonten-Typ)

Die Reduktion findet während der Sporogenese einer diploiden Generation von Diplohaplonten statt und wird intermediäre (bzw. agametocytische, s. o.) Meiose genannt. Der intermediäre KW kommt z. B. bei Moos- und Farnpflanzen vor (vgl. hierzu die schematische Darstellung des Generationswechsels in Abb. 9, S. 42).

Auf der Grundlage der homologen Beurteilung des Kernphasenwechsels bei Tieren und Pflanzen hat WURMBACH (1935) den Versuch einer Vereinheitlichung der Nomenklatur der Fortpflanzung durchgeführt. Die Vergleichbarkeit der tierischen und pflanzlichen Entwicklungszyklen begründet WURMBACH damit, daß die „... Betrachtung der Vorgänge der Entwicklung vom Standpunkt der Zellen oder besser der Kerne aus ... einen einheitlichen Überblick über die gesamten Vor-

³³ Sy: Meiose, Sporogonie, Gonenbildung.

³⁴ Sy: X-Phase, Gamophase, monogenome Phase.

³⁵ Sy: 2 X-Phase, Zygophase, digenome Phase.

³⁶ Sy: Initial-Reduktion.

gänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung (ermöglicht), während die Betrachtung von dem Soma der Individuen 2. Ordnung aus . . . nicht imstande ist, die gleichartigen Vorgänge gleichartig zu betrachten und miteinander zu vergleichen.“ Nach dieser Ansicht ist also zwischen der sog. cytogenen Fortpflanzung der Individuen 1. Ordnung (welche bei Mehrzellern die Vermehrungsperiode der Keimzellen ist) und der Fortpflanzung der Individuen 2. Ordnung (welche bei Mehrzellern die Fortpflanzung der Art-Individuen ist) zu unterscheiden. Betrachtet man die Ontogenese von geschlechtlich sich fortpflanzenden mehrzelligen Tieren und Pflanzen vom Standpunkt der Individuen 1. Ordnung aus, so kommt man mit WURMBACH zu dem Schluß, daß der „... primäre homologe Generationswechsel . . . eine so weit verbreitete Erscheinung (ist), daß es schwer fällt, Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung zu finden, bei denen er fehlt . . .“. Unter diesem Gesichtspunkt ist die folgende Terminologie WURMBACHS (die er im Prinzip auch 1957 und 1962 aufrechterhält) zu verstehen. Nach ihr werden alle Stadien des digenomen Bereiches (= Diplophase) Sporobiont und alle Stadien des monogenomen Bereiches (= Haplophase) Gamobiont genannt. Von diesen Begriffen leitet WURMBACH konsequenterweise die entsprechenden übrigen Termini ab, was dazu führt, daß z. B. ein höheres Metazoon als Sporobiont, seine Eireifung als Gynosporogonie und seine Samenreifung als Androsporogonie bezeichnet werden müssen. Da bei Metazoen eine Haplophase in Form eines mehrzelligen Individuums (wie es z. B. bei Diplohaplonten durch den Gametophyten dargestellt wird) fehlt, erstreckt sich die Gamobiontenphase nach WURMBACH in diesen Fällen nur auf die haploiden Keimzellen. Diese werden von WURMBACH folglich in Sporen und Gameten unterteilt. Die Ergebnisse der Sporogonie (Meiose), also die Sporen, würden hier“ . . . entweder direkt zur Eizelle . . . oder (erfahren) im männlichen Geschlecht (Spermatiden) erst eine Umwandlung (Spermiohistogenese) zum Spermatozoon . . .“³⁷. Der Grund dafür, daß sich diese in sich logische und mögliche Nomenklatur für Metazoen nicht durchgesetzt hat, dürfte darin liegen, daß WURMBACH bei den Mehrzellern ausschließlich die von den Keimbahnzellen repräsentierten Zell-Individuen in den Mittelpunkt seiner Betrachtungen stellt, was zu einer Vernachlässigung der Art-Individuen führt. Das ist im Hinblick auf die von uns auch mit Rück-

³⁷ Wie oben bereits kritisch erwähnt wurde, kommt WURMBACH in diesem Zusammenhang auch zu dem Ergebnis, daß Kopulation und Sporogonie als die beiden Arten der geschlechtlichen Fortpflanzung, Agametogonie und Gametogonie dagegen als ungeschlechtliche Fortpflanzungsformen zu bezeichnen seien.

sicht auf praktische Belange vertretene Definition der Fortpflanzung (s. o.) nicht möglich, weil sich nun einmal Art-Individuen fortpflanzen und nicht Einzelzellen von ihnen, die als Keimzellen (im weitesten Sinne des Wortes) *nur im Dienste* der Fortpflanzung stehen.

Die Befruchtung ist bei Tieren und Pflanzen im Hinblick auf spezielle Merkmale der Kopulanten (Gameten, Gametenkerne usw.) sehr variabel. Das hat zur Unterscheidung bestimmter Befruchtungs-Arten geführt, deren Bezeichnungen überwiegend Zusammensetzungen mit „Gamie“³⁸ sind.

Ganz allgemein nennt man einen Befruchtungsvorgang Syngamie, Cytogamie, Zygosis oder Fertilisation. Der näheren Differenzierung der einzelnen zytologischen Etappen einer Befruchtung dienen die Bezeichnungen Plasmogamie³⁹ und Karyogamie. Besteht zwischen den Kopulanten keine nähere Verwandtschaft, was bereits als gegeben angesehen wird, wenn die Gameten getrenntgeschlechtlicher⁴⁰ Art-Individuen miteinander kopulieren, so spricht man von Fremdbefruchtung⁴¹.

Diese Fremdbefruchtung kann weiter in Merogamie und Deuterogamie unterteilt werden. Merogamie⁴² liegt dann vor, wenn eine Befruchtung zwischen Gameten erfolgt, die aus bestimmten Mutterzellen durch einen spezifischen Zellteilungsakt (meistens eine Vielfachteilung) hervorgegangen sind. Sind in diesen Fällen die an einer Befruchtung beteiligten Gameten isomorph, so handelt es sich um Isogamie⁴³. Weisen die Gameten dagegen einen Geschlechts-Dimorphismus auf, so spricht man von Heterogamie⁴⁴. Eine extreme Form der Heterogamie ist die Oogamie. Die Kopulation zwischen begeißelten Gameten wird ganz allgemein Zoogamie⁴⁵ genannt. Chorogamie ist die außerhalb des Mutterindividuums stattfindende Befruchtung isogamer oder anisogamer Gameten.

Unter Deuterogamie⁴⁶ faßt man diejenigen Befruchtungs-Arten zusammen, bei denen die Kopulanten keine spezifischen Gameten sind.

³⁸ griech.: γάμειν = heiraten.

³⁹ Sy: Plastogamie.

⁴⁰ Sy: diöcisch, heteröcisch, gonochoristisch.

⁴¹ Sy: Amphimixis, Allomixis, Exogamie, cross-fertilization.

⁴² Sy: Gametogamie, protogame Gametenkopulation.

⁴³ Sy: isogame Merogamie, isogame Kopulation.

⁴⁴ Sy: Anisogamie, anisogame Gametenkopulation, heterogame Gametenkopulation.

⁴⁵ Sy: Zooidiogamie.

⁴⁶ Sy: sekundäre Paarung.

Hierzu gehören vor allem bestimmte Befruchtungsvorgänge bei Pilzen. So spricht man von Gametangiogamie⁴⁷, wenn die Kopulationspartner Gametenbehälter (Gametangien) sind. Kopulieren „vegetative“ Hyphen miteinander, so bezeichnet man die Befruchtung als Somatogamie⁴⁸. Zur Deuterogamie rechnet GÄUMANN auch die Hologamie mancher Einzeller, bei der ganze Art-Individuen miteinander verschmelzen.

Der Fremdbefruchtung stehen jene Befruchtungsvorgänge gegenüber, die durch eine nähere Verwandtschaft zwischen den Kopulanten ausgezeichnet sind. Dies ist z. B. der Fall, wenn die Gameten eines gemischtgeschlechtlichen⁴⁹ Art-Individuums miteinander verschmelzen. Solche Erscheinungen werden als Selbstbefruchtung⁵⁰ bezeichnet. Im einzelnen werden hierbei unterschieden:

1. *Paedogamie* (Sy: paedogame Befruchtung bzw. Kopulation)
Hier kopulieren Gameten bzw. Gametangien ein und desselben Art-Individuums miteinander.
2. *Autogamie* (Sy: Endomixis)
Innerhalb einer ungeteilten Zelle kopulieren Kerne. Die Befruchtung ist hier also lediglich eine Karyogamie.
3. *Parthenogamie* (Sy: Parthenomixis)
Es erfolgt Karyogamie innerhalb einer Zelle, die entweder Ei oder weibliches Gametangium ist.

Als sog. unvollkommene Befruchtungen gelten Merogonie und Merospermie. Sie stellen experimentell erzeugte bzw. bereits pathologische Phänomene dar. Unter Merogonie (Sy: Androgenese, Patrogenese) versteht man die Besamung eines artefiziell kernlosen Eies oder Eifragmentes mit einem Normo-Spermium, das in diesem Falle auch Parthenosperm genannt wird. Wird die Entwicklung eines Eies durch ein Spermium angeregt, obwohl der männliche Vorkern zugrunde geht, so handelt es sich um Merospermie (Sy: Gynogenese, Pseudogamie, Gynomerogonie).

Der Terminologie der Befruchtungs-Arten blieben leider die Zusammensetzungen mit -gamie nicht vorbehalten. Besonders in der botanischen Literatur finden sich zahlreiche Wortbildungen, die in dieser

⁴⁷ Sy: gametangiale Kopulation, Gametangienkopulation, Gametangie, Angiogamie.

⁴⁸ Sy: Pseudogamie, Pseudomixis, somatische Kopulation, somatogene Befruchtung.

⁴⁹ Sy: synöcisch.

⁵⁰ Sy: Automixis, automiktische Befruchtung, self-fertilization.

Beziehung irritieren, da mit ihnen Vorgänge bezeichnet werden, die keine Befruchtungen im Sinne der obigen Definitionen sind. So geben z. B. die Bezeichnungen für die verschiedenen Reifezustände der Blüten Anlaß zu Mißverständnissen, da man von Dichogamie spricht, wenn männliche und weibliche Organe einer Zwitterblüte zu verschiedenen Zeiten bestäubungsreif werden, bzw. von Homogamie, wenn männliche und weibliche Organe gleichzeitig ihre Bestäubungsreife erlangen. Erblühen verschiedene Individuen derselben Art zu unterschiedlichen Zeiten, so spricht der Botaniker von Asyngamie. Die Übertragung des Pollens auf die Blütennarben (Bestäubung, Pollination) wird Hydrogamie genannt, wenn sie mit Hilfe des Wassers erfolgt. Unter Hypohydrogamie versteht man eine Bestäubung unter Wasser. Die Pollenübertragung durch Tiere heißt allgemein Zoogamie⁵¹ bzw. auf spezielle Umstände hindeutend: Entomogamie und Ornithogamie. Windbestäubung heißt Anemogamie. Idiogamie (Eigenbestäubung) ist die Bestäubung unter den Blüten desselben Vegetationskörpers. Dabei kann es sowohl zur Bestäubung innerhalb einer Blüte (= monokline bzw. direkte Bestäubung, Autogamie) als auch zu Bestäubungsvorgängen zwischen benachbarten Blüten (= Geitenogamie) kommen. Werden Blüten bestäubt, die sich öffnen, so liegt Chasmogamie vor. Kommt es dagegen zur Autogamie, weil die Blüten geschlossen bleiben, so spricht man auch von Kleistogamie. Synonym mit Fremdbestäubung sind die Bezeichnungen Xenogamie, Kreuzbestäubung, heterokline Bestäubung, Allogamie, cross-fertilization.

VI. FORTPFLANZUNGS-ARTEN

A. Synonyma und bisherige Gliederung

Für die Fortpflanzung, die auf die Verschmelzung von Gameten zurückgeht, existieren in der Literatur folgende Synonyma: Gamogonie, Gamogenese, Syngenese, digene bzw. dicytogene Fortpflanzung, Dicytogenie, Digenie, digene Cytogenie, zweigeschlechtliche Fortpflanzung, Amphigonie, generative bzw. sexuelle bzw. geschlechtliche Fortpflanzung, Gametogenie, gametische Cytogenie, gamogenetische Fortpflanzung, Amphigenesis.

Die auf Agameten zurückgehende Fortpflanzung bezeichnet man als: Monogonie, Monocytogenie, monogene bzw. monocytogene Fort-

⁵¹ Wie oben ausgeführt worden ist, kommt die Bezeichnung Zoogamie (bzw. Zooidiogamie) auch für die Kopulation *beweglicher* Gameten zur Anwendung!

pflanzung, Monogenesis, agame bzw. agametische Fortpflanzung, agame Cytogenie, cytogene Agamogonie, Agamogenese, Sporogonie.

Entstehen Nachkommen aus somatischen Zellen bzw. Zell-Komplexen, die embryonale Eigenschaften beibehalten bzw. wiedergewonnen haben (das sind z. B. meristematische Zellen), so liegt somatogene Fortpflanzung vor (vgl. Abb. 3, S. 38). Synonym mit ihr sind die Bezeichnungen: Somatogonie, vegetative Fortpflanzung bzw. Propagation, polygene Fortpflanzung. Diese Fortpflanzungsart und die Zweiteilung der Einzeller werden in der Regel als ungeschlechtliche Fortpflanzung zusammengefaßt.

HARTMANN stellt die gametische und die agametische Fortpflanzung unter den Oberbegriff der Cytogenie, die von anderen Autoren auch als cytogene Fortpflanzung bezeichnet wird. KNOLL (1959/60) weist darauf hin, daß diese Bezeichnung nicht empfehlenswert sei, „... da es bei den zellulär gebauten Pflanzen keine Fortpflanzung gibt, an der nicht in irgendeiner Form Zellen beteiligt sind...“ Eine begriffliche Abgrenzung, die die *Anzahl* der an der Erzeugung eines Nachkommens beteiligten Fortpflanzungs-Zellen berücksichtigt, erscheint dagegen glücklicher und wird von uns in Form der bereits vorhandenen Termini monocytogene, dicytogene und polycytogene Fortpflanzung später verwendet werden.

HARMS, HÄMMERLING u. a. fassen die agametische Fortpflanzung zusammen mit der Somatogonie als ungeschlechtliche Fortpflanzung auf. In diese Gruppierung bezieht KNOLL auch noch die parthenogenetische Entwicklung von Gameten ein, während HARTMANN die Parthenogenese als abgeleitete (eingeschlechtliche) Form der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung ansieht.

B. Neugliederung

Aus der oben erläuterten Neugliederung der Keimzellen wird nachstehende Neugliederung der Fortpflanzungs-Arten abgeleitet. Ihrer Veranschaulichung dienen schematische Darstellungen, die die Ontogenese bestimmter Pflanzen und Tiere wiedergeben und sich — im Falle der Mehrzeller — auf dem Prinzip der Keimbahn aufbauen.

Bekanntlich werden nach der von WEISMANN (1885) begründeten Keimbahn-Lehre bei zahlreichen Metazoen die Somazellen in einem meistens sehr frühen ontogenetischen Stadium von dem präsumtiven Keimzellen-Material abgesondert. Dieser Vorgang beruht auf der inäqualen Verteilung der somatischen und germinativen Plasmen einer

befruchteten Eizelle (DANTSCHAKOFF, 1941, sinngemäß). Für die Somazellen bedeutet eine solche Segregation vor allem den in der Regel endgültigen Verlust propagativer Potenzen, da allein die Keimzellen nach dieser Theorie zu Trägern des germinativen Cytoplasmas, zu den sog. Keimplasmaträgern WEISMANNs, werden. BOVERI (1904) bezeichnet die Somazellen daher auch als „rudimentäre Propagationszellen“. Ihre Entwicklungspotenzen sind begrenzt und verringern sich in dem Maße, wie ihre histologische und funktionelle Spezialisierung zunimmt. Die Keimzellen bleiben dagegen totipotent und vermitteln, indem sie zum Ausgangspunkt neuer Art-Individuen werden, die „Kontinuität des Keimplasmas“ (WEISMANN). „Das Keimplasma einer Art wird also nie neu erzeugt, sondern es wächst und vermehrt sich nur unaufhörlich, es zieht sich fort von einer Generation zur anderen, wie eine lange in der Erde fortkriechende Wurzel, von der in regelmäßigen Abständen Sprosse emporreiben und zu Pflänzchen werden, zu den Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen“ (WEISMANN, 1913). Unter diesem Gesichtspunkt kann man mit WEISMANN das Soma als die sterbliche „Pflegestätte“ der „potentiell unsterblichen Keimzellen“ ansehen.

Bestimmte Etappen der Keimplasma-Kontinuität werden als Keimbahnen bezeichnet. Nach RIEGER/MICHAELIS (1958) erstreckt sich eine Keimbahn „... von der befruchteten Eizelle bis zu den funktionsfähigen Gameten...“. Der experimentelle Beweis für das Vorhandensein einer festgelegten Keimbahn wurde erstmalig von BOVERI für *Ascaris megalocephala* erbracht. Seitdem sind verschiedene Keimbahn-Typen auch für andere Wirbellose und für Wirbeltiere nachgewiesen worden. Besonders bei Pflanzen scheinen jedoch die Somazellen ihre propagativen Potenzen nicht gänzlich eingebüßt zu haben, so daß sie in der Lage sind, Keimzellen zu regenerieren. Eine scharfe Trennung zwischen Soma und Keimbahn besteht hier also offenbar nicht. Im Hinblick auf die Klarstellung bestimmter nomenklatorischer Grundprobleme erschien es jedoch vertretbar, das Keimbahn-Prinzip als erläuterndes Hilfsmittel trotzdem *allgemein* zu verwenden und einigen Schemata (s. u.) zugrunde zu legen. Das geht allerdings nur, wenn man die Formulierung von RIEGER/MICHAELIS derart erweitert, daß nicht nur die Zygote, sondern in entsprechenden Fällen auch der Agamet als Ausgangspunkt für die Keimbahn gilt⁵². Diese notwendige Erweiterung ist möglich, weil es, wie z. B. HÄMMERLING (1951) betont, nur von physiologischen Bedingungen abhängt, ob aus ein und derselben Ur-

⁵² In den Fällen von Parthenogenese, die zeichnerisch nicht dargestellt worden sind, würde der Parthenogamet den Ausgangspunkt der Keimbahn bilden.

keimzelle ein Agamet oder ein Gamet entsteht. Sind also Agameten und Gameten hinsichtlich ihrer ontogenetischen Ausgangsbasis gleichartige Keimzellen, so ist auch für beide das Prinzip der Keimbahn — unter dem obigen Vorbehalt — gültig. Agametogenese und Gametogenese nehmen daher in den Schemata von ein und demselben Punkt keimbahnartig ihren Ausgang. Um diese Schemata möglichst leicht lesbar zu machen, wurde außerdem folgende Symbolisierung gewählt:

1. Die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung wurde in den Fällen von Protisten-Zweiteilung und dort, wo sie mit Hilfe von Mito-Agameten erfolgt, in Form eines im Uhrzeigersinne drehenden Einzel-Pfeiles symbolisiert (vgl. Abb. 1, 2, 3, 4, 5, 7 und 9, S. 38 ff.). Einer näheren Spezifizierung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (U) dienten die Bezeichnungen U1 (= Protisten-Zweiteilung) und U2 (= mito-agametische Fortpflanzung).
2. Die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung, die mit Hilfe ungeschlechtlicher Meio-Agameten erfolgt, wurde mit U3 bezeichnet (vgl. Abb. 9, S. 42).
3. Die polycytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung wurde durch einen waagerechten und nach rechts weisenden Einzel-Pfeil dargestellt (vgl. Abb. 3, S. 38) und zusätzlich durch U 4 gekennzeichnet.
4. Die dicytogene geschlechtliche Fortpflanzung wurde stets als ein gegen den Uhrzeigersinn drehender Doppel-Pfeil gekennzeichnet, dessen Spitze der Befruchtung gleichzusetzen ist (vgl. Abb. 4, 5, 6, 7, 8 und 9, S. 39 ff.). Die einzelnen Formen der dicytogenen geschlechtlichen Fortpflanzung wurden durch die Bezeichnungen G1 (= mito-gametische Fortpflanzung) und G2 (= meio-gametische Fortpflanzung) unterschieden.
5. Die monocytogene geschlechtliche Fortpflanzung, die mit Hilfe geschlechtlicher Meio-Agameten erfolgt, erhielt das Kennzeichen G 3 (vgl. Abb. 10, S. 42).
6. Als Meiose-Symbol wurde ein durch ein Kreuz in vier Teile (Gonen) zerlegter Vollpunkt verwendet.
7. Der Kernwert einzelner Zellen wurde durch eine unterschiedliche Verwendung von Halb- und Vollpunkten ausgedrückt. Hierbei symbolisieren Halbpunkte Zellen mit einfachem Chromosomensatz, Vollpunkte dagegen Zellen mit doppeltem Chromosomensatz.
8. Als Symbol für das Soma wurden bei Mehrzellern Quadrate gewählt, deren unterschiedliche Musterung den verschiedenen Kern-

werten entspricht (punktiertes Quadrat = diploides Soma, horizontal-schraffiertes Quadrat = haploides Soma).

9. Undifferenziertes somatisches Zell-Material wurde durch Vertikal-Schraffur gekennzeichnet (vgl. Abb. 3, S. 38).
10. Geschlechtlich differenzierte Zellen wurden durch + bzw. — markiert. Diese Symbolisierung wurde bewußt unspezifisch gehalten, um nicht in die Darstellung spezieller Verhältnisse abzugleiten, wie sie z. B. mit der Berücksichtigung des Geschlechts-Dimorphismus der Gameten, der Gametangien usw. verbunden wäre. In diesem Zusammenhang sei betont, daß auch die Erscheinungen von Monöcie und Diöcie unberücksichtigt blieben und außerdem die Gametogenese so dargestellt wurde, als wenn geschlechtsverschiedene Keimzellen stets aus ein und derselben Mutterzelle (die ebenfalls als Keimzelle symbolisiert wurde) entstünden. Eine solche Darstellung schien zugunsten einer eindeutigen und vergleichbaren Differenzierung der Fortpflanzungs- und Keimzellen-Arten vertretbar, zumal die seit langem bewährten schematischen Darstellungen von HARTMANN bestimmte Entwicklungs-Zyklen in bezug auf Monöcie, Diöcie und den Gameten-Dimorphismus näher erläutern.
11. Den mit Somatogamie verbundenen Generationswechsel bestimmter Pilze erläutert die Abb. 10, S. 42). Die einzelnen Etappen des hierbei zeitlich und räumlich ausgeweiteten Befruchtungs-Prozesses wurden durch Pl (= Plasmogamie) und Ka (= Karyogamie) gekennzeichnet. Die geschlechtliche Fortpflanzung, die in dem gewählten Beispiel mit Hilfe geschlechtlich differenzierter Meio-Agameten und mit Hilfe der Somatogamie erfolgt, wurde — wie auch in den übrigen Schemata — durch einen gegen den Uhrzeigersinn drehenden Doppel-Pfeil dargestellt, dessen beide Touren jedoch im Bereich der Doppelkern-Phase in einem geringeren Abstand zueinander verlaufen und dessen Pfeilspitze der Karyogamie entspricht.

Bevor die einzelnen Fortpflanzungs-Arten behandelt werden, erscheint es angebracht, auf die Erscheinung des Generationswechsels kurz einzugehen, da sie im folgenden öfter erwähnt werden muß. Im Sinne HARTMANN'S (1914) ist der Generationswechsel ganz allgemein jeder periodische oder unregelmäßige Wechsel zwischen einer geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation und einer oder mehreren Generationen, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen. Ohne auf die begrifflichen Schwierigkeiten dessen einzugehen, was alles unter Generation verstanden

werden kann, sei nur erwähnt, daß Botaniker und Zoologen zu einer Zeit, als die nachstehend abgedruckte HARTMANNsche Klassifizierung des Generationswechsels noch nicht bestand, mit dem Begriff Generationswechsel ganz verschiedene Vorstellungen verbunden hatten.

Ursprünglich wurde der Begriff Generationswechsel von ADALBERT VON CHAMISSE (1819) für die Ontogenese bestimmter Manteltiere geprägt, weil diese einen gesetzmäßigen Wechsel zwischen einer sich geschlechtlich fortpflanzenden (diploiden) Generation und einer sich durch Knospung vermehrenden (ebenfalls diploiden!) Generation besitzen.

In der Botanik ging man dagegen von den Moos- und Farnpflanzen aus und sah in dem Generationswechsel (Biontenwechsel n. WINKLER) nicht nur den Wechsel verschiedener Fortpflanzungs-Arten innerhalb eines Entwicklungskreises, sondern gleichzeitig auch den Wechsel verschiedener Kernphasen, da nämlich in diesen Fällen eine gametenerzeugende haploide Generation (= Gametophyt)⁵³ mit einer agametenerzeugenden diploiden Generation (= Sporophyt)⁵⁴ abwechselt.

HARTMANN, RENNER u. a. haben jedoch gezeigt, daß Generationswechsel und Kernphasenwechsel streng voneinander geschieden werden müssen, da beide Vorgänge prinzipiell völlig unabhängig voneinander verlaufen und nur der Kernphasenwechsel eine mit jeder Befruchtung verbundene und damit bei allen sich dicytogen fortpflanzenden Lebewesen auftretende Erscheinung ist. Unter diesem Gesichtspunkt hat HARTMANN folgende allgemeingültige Klassifizierung des Generationswechsels (GW) vorgenommen und damit den Bedürfnissen von Botanik und Zoologie in gleicher Weise Rechnung getragen:

⁵³ Sy: Gamont, Geschlechts-Generation, Gametophor, azygotische Generation, Gamobiont, Gametobiont, Gametocyt, X-Generation, Haploidgeneration, Gametocytenträger 1. Ordnung, Gamobium, Haploid, proembryonale Generation.

⁵⁴ Sy: Agamont, ungeschlechtliche Generation, zygotische Generation, Sporophor, Sporobiont, 2 X-Generation, Diploidgeneration, Gametocytenträger 2. Ordnung, vegetative Generation, Agamobium, Diploid, embryonale Generation, Zygobiont, Synkaryophyt.

In der botanischen Literatur werden oft auch die Bezeichnungen Haplobiont für Gametophyt und Diplobiont für Sporophyt verwendet. Dies widerspricht aber dem terminologischen Prioritätsprinzip, da SVEDELIUS (1916) speziell haplontische Rotalgen ohne Generationswechsel (eine solche Ontogenese wird auch als Hypogenesis bezeichnet) als Haplobionten und Rotalgen mit einem obligatorischen Wechsel zwischen haploider und diploider Generation als Diplobionten (= Diplohaplonten mit heterophasischem Generationswechsel im Sinne HARTMANNs) zu bezeichnen vorschlug.

1. Primärer GW

(= Wechsel zwischen Generationen, die Gameten erzeugen und solchen, die sich durch Agameten fortpflanzen).

1,1 Homophasischer GW

Alle Generationen sind in bezug auf ihre Kernwert-Verhältnisse gleich. Sy: monophasischer GW, homogener GW (STRASBURGER), homologer GW (BOWER).

1,2 Heterophasischer GW (vgl. Abb. 9, S. 42)

Generationen, die Gameten erzeugen, und solche, die Agameten erzeugen, gehören verschiedenen Kernphasen an. GW und Kernphasenwechsel sind miteinander gekoppelt. Gametophyt und Sporophyt können morphologisch gleich (= isomorpher GW) oder ungleich (= heteromorpher GW) sein. Der heterophasische GW ist im allgemeinen zweigliedrig (d. h., es sind eine haploide und eine diploide Generation beteiligt). Sy: diphasischer GW, heterogener GW (STRASBURGER), antithetischer GW (CELAKOWSKY), Phasenwechsel (WURMBACH), botanischer GW, Antigenese. Manche Rotalgen besitzen einen dreigliedrigen GW (an dem zwei diploide Generationen und eine haploide Generation beteiligt sind).

2. Sekundärer GW

(= Wechsel zwischen Generationen, die Gameten erzeugen, und solchen, die sich parthenogenetisch oder somatogen fortpflanzen.)

2,1 Metagenese

Generationen, die Gameten erzeugen, wechseln mit Generationen ab, die sich durch Somatogonie fortpflanzen.

2,2 Heterogonie

Generationen, die Gameten erzeugen, wechseln mit parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generationen ab. Sy: zyklische Parthenogenese, Alloio genesis, heterogamy (!).

1. Die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung

Bei Einzellern erfolgt die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung als Zweiteilung (vgl. Abb. 1, S. 38). Das Prinzip der Zweiteilung⁵⁵ ist bei manchen Formen modifiziert und führt dann z. B. zur Vielfachteilung⁵⁶ oder zur Knospung⁵⁷. Die Vielfachteilung kann dem

⁵⁵ Sy: Monotomie.

⁵⁶ Sy: multiple Teilung, Palintomie.

⁵⁷ Sy: Knospungsteilung.

Rhythmus ihrer Teilungsschritte entsprechend weiter untergliedert werden in Sukzedanteilungen⁵⁸ und in Simultanteilungen⁵⁹.

Bei Mehrzellern erfolgt die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Mito-Agameten (Abb. 2, 5, 7 und 9, U 2, S. 38 ff.) bzw. durch ungeschlechtliche Meio-Agameten (Abb. 9, U 3). Während die Mito-Agameten sowohl diploid (b. Diplonten, Abb. 2, 3 und 7; b. Diplohaplonten, Abb. 9) als auch haploid (b. Haplonten, Abb. 5; b. Diplohaplonten, Abb. 9) sein können und fakultativ gebildet werden, sind die Meio-Agameten — eine normale Meiose vorausgesetzt — stets haploid und entstehen gesetzmäßig im Rahmen des Kernphasenwechsels. Die monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung steht also dort, wo sie mit Hilfe von Meio-Agameten erfolgt (Abb. 9, U 3), der geschlechtlichen Fortpflanzung außerordentlich nahe.

Bei zahlreichen Pflanzen (z. B. bei Moos- und Farnpflanzen) ist der Kernphasenwechsel mit einem Generationswechsel gekoppelt (Abb. 9). In gesetzmäßiger Weise treten dabei Meio-Agameten auf, die eine bestimmte ontogenetische Entwicklungs-Etappe (den Gametophyten) einleiten, welche ihrerseits mit der Erzeugung von Mito-Gameten abschließt. Jede einzelne der im Verlaufe eines solchen Generationswechsels auftretenden Generationen (der Gametophyt bzw. der Sporophyt) kann sich grundsätzlich zwar selbständig auf ungeschlechtlichem Wege mito-agametisch oder polycytopogen reproduzieren, zu einem vollständigen Entwicklungs-Zyklus bedarf es jedoch der geschlechtlichen Fortpflanzung und damit auch zwangsläufig der Meio-Agameten.

2. Die polycytopogene ungeschlechtliche Fortpflanzung

Die polycytopogene ungeschlechtliche Fortpflanzung (Abb. 3, U 4, S. 38) unterscheidet sich von den übrigen Fortpflanzungs-Arten vor allem dadurch, daß ein Zell-*Verband* zum Ausgangspunkt für ein neues Art-Individuum wird und daß sich dieses — bei Pflanzen auch als Meristem bezeichnete — Gewebe von Somazellen ableitet, die sich einen embryonalen Charakter entweder von Anfang an bewahrt oder einen solchen wieder zurückgewonnen haben.

Die polycytopogene ungeschlechtliche Fortpflanzung ist besonders im Pflanzenreich weit verbreitet (Ausläufer, Brutknospen, Ableger usw.), kommt aber auch z. B. bei Hohltieren als Knospung und sogar bei manchen Chordatieren (Tunicata) als sog. Stolonisation vor.

⁵⁸ Sy: fortgesetzte Zweiteilung.

⁵⁹ Sy: Zerfallsteilung, Schizogonie, Syntomie.

Die Erscheinung der Fragmentation, die in dem Zerfall eines mehrzelligen tierischen oder pflanzlichen Organismus in regenerationsfähige Teilstücke besteht, rechnen wir ebenfalls zur polycytogenen ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

3. Die dicytogene geschlechtliche Fortpflanzung

Die dicytogene geschlechtliche Fortpflanzung ist die auf die Verschmelzung (Befruchtung) zweier geschlechtsverschiedener Kopulanten zurückgehende Entstehung neuer Art-Individuen. Hierbei fungieren in den Fällen von Hologamie ganze Art-Individuen als Gameten. Wie z. B. die Abb. 4, S. 39) zeigt, können solche Kopulanten in bezug auf ihre Genese sowohl den Wert von Mito- als auch von Meio-Gameten haben. Dort, wo die Befruchtung eine Merogamie ist, kopulieren spezifische Gameten miteinander. Sie entstehen bei Haplonten und Diplohaplonten mitotisch, bei Diplonten dagegen meiotisch. Daher unterscheiden wir eine mito-gametische Fortpflanzung (G 1) und eine meio-gametische Fortpflanzung (G 2).

Die mito-gametische Fortpflanzung der Mehrzeller erläutern die Abbildungen 5 und 6 (Haplonten) und die Abbildung 9 (Diplohaplonten). Die meio-gametische Fortpflanzung der Mehrzeller ist in den Abbildungen 7 und 8 (Diplonten) veranschaulicht.

Die Konjugation⁶⁰ der Ciliaten, die im allgemeinen zusammen mit der geschlechtlichen Fortpflanzung abgehandelt wird, betrachten wir als ein sexuelles Verhalten *ohne* Fortpflanzung, da mit diesem Vorgang lediglich der Austausch männlicher Sexualkerne verbunden ist, dem zwar eine Karyogamie, nicht aber zwangsläufig auch die Erzeugung von Nachkommen folgt.

4. Die monocytogene geschlechtliche Fortpflanzung

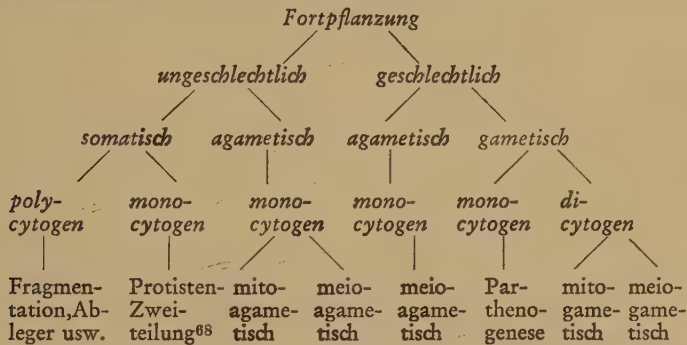
Als monocytogene geschlechtliche Fortpflanzung bezeichnen wir die Erzeugung neuer Art-Individuen, wenn diese von geschlechtlich differenzierten Meio-Agameten oder von Parthenogameten ausgeht.

Wie die Abbildung 10, S. 42, für erblich getrenntgeschlechtliche Ständerpilze erläutert, ist mit der Meiose haplogenotypische Geschlechtsbestimmung (im Sinne HARTMANNs) verbunden. Sie äußert sich darin, daß die aus den Meio-Agameten auskeimenden Hyphen (= haploide Generation = „Gametophyt“, der jedoch keine Gameten erzeugt) im Verhältnis 2 : 2 geschlechtlich verschieden differenziert sind und sich in entsprechender Weise somatogam verbinden können. Die Meio-Agameten sind hier (wie auch bei bestimmten Moospflanzen und bei den

heterosporen Farnen) sexuell differenziert (+ bzw. —) und werden von uns daher als Geschlechtszellen angesprochen. Die mit ihrer Hilfe stattfindende Fortpflanzung bezeichnen wir folglich als monocytogene geschlechtliche Fortpflanzung.

Ebenfalls monocytogen ist die geschlechtliche Fortpflanzung, wenn sie über nichtkopulierende Gameten zustandekommt, d. h. also, wenn Parthenogenese⁶¹ stattfindet. Eine solche Entwicklung kann fakultativ oder obligatorisch sein. Sie kann außerdem sowohl von haploiden als auch von diploiden Gameten ausgehen. Man unterscheidet entsprechend eine haploide Parthenogenese⁶² und eine diploide Parthenogenese⁶³ und je nach dem Geschlecht der sich aus unbefruchteten Eizellen entwickelnden Art-Individuen, der sog. Parthenoten⁶⁴, eine Arrhenotokie⁶⁵, Thelytokie⁶⁶ oder Amphitokie⁶⁷.

Zusammenfassend ergibt sich im Sinne obiger Ausführungen für die Fortpflanzungs-Arten folgende Neugliederung:



⁶⁰ Sy: Wechselbefruchtung, Gamontogamie.

⁶¹ Sy: Jungfernzeugung, Monogenie, eingeschlechtliche bzw. monosexuelle Fortpflanzung.

⁶² Sy: generative bzw. gamophasige (auch: gamophasische) Parthenogenese.

⁶³ Sy: somatische bzw. zygophasige (auch: zygophasische) Parthenogenese.

⁶⁴ Sy: Azygoten.

⁶⁵ Sy: Männchenzeugung.

⁶⁶ Sy: Weibchenzeugung, Thelyotokie.

⁶⁷ Aus unbefruchteten Eiern entwickeln sich sowohl Männchen als auch Weibchen. Sy: Deuterotokie, Gametotokie.

⁶⁸ Die Protisten-Zweiteilung wird in dieser Gliederung als monocytogene somatische Fortpflanzung aufgefaßt, da der Einzeller in diesen Fällen keine spezialisierten Keimzellen ausbildet, sondern als ganzes Art-Individuum in der Fortpflanzung aufgeht. Daß der Einzeller bei der Zweiteilung aber *wertmäßig* als Agamet gelten kann, ist in den Schemata ausgedrückt worden (vgl. Abb. 1 und 2 miteinander). Entsprechendes gilt für die mit Hologamie verbundene geschlechtliche Fortpflanzung bestimmter Einzeller. Hier haben die einzelnen Art-Individuen Gameten-Wert und können unter diesem Gesichtspunkt auch zusätzlich in Mito- bzw. Meio-Gameten unterteilt werden (vgl. Abb. 4).

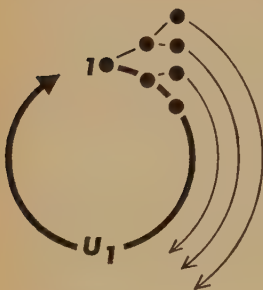


Abb. 1

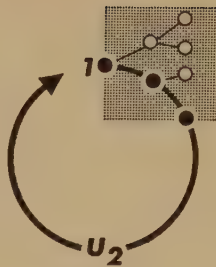


Abb. 2

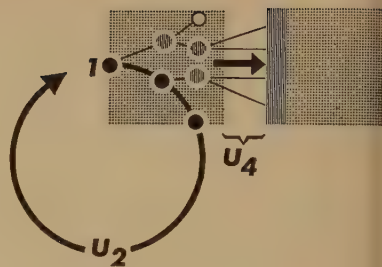


Abb. 3

Die Abbildungen 1, 2 und 3 erläutern das Prinzip der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (U), soweit sie als Zweiteilung (U1), als mito-agametische Fortpflanzung (U2) oder als polycytogene Fortpflanzung (U4) vorkommt.

Zeichenerklärung:

- = diploider Einzeller bzw. diploide Keimzelle,
- = diploide Somazelle,
- = diploide Meristemzelle,
- = diploider Mehrzeller (Soma),
- = meristematisches Gewebe,
- ↻ = monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung (durch Zweiteilung = U1, durch Mito-Agameten = U2),
- = polycytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung (U4).

Abb. 1:

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zweiteilung (U1) bei einem einzelligen Diplonten (z. B. Ciliaten). Alle Nachkommen der Ausgangszelle 1 sind in gleicher Weise befähigt, sich an der Fortpflanzung zu beteiligen. Jede sich durch Teilung fortpflanzende Zelle hat den Wert eines Agameten.

Abb. 2:

Ungeschlechtliche mito-agametische Fortpflanzung (U2) eines mehrzelligen Diplonten (z. B. *Ectocarpus tomentosus*). Die Ausgangszelle 1 ist ein Mito-Agamet. Von ihren Nachkommen sind nur noch die Keimzellen befähigt, der Fortpflanzung zu dienen. Somazellen werden von Keimbahnzellen abgegliedert.

Abb. 3:

Ungeschlechtliche mito-agametische Fortpflanzung (U2) und ungeschlechtliche polycytogene Fortpflanzung (U4) bei einem mehrzelligen Diplonten (Prinzip). Die von den Keimbahnzellen abgegliederten Somazellen behalten z. T. embryonale Eigenschaften und werden z. B. bei vielen Pflanzen als sog. Meristem zum Ausgangspunkt für ein neues Art-Individuum.

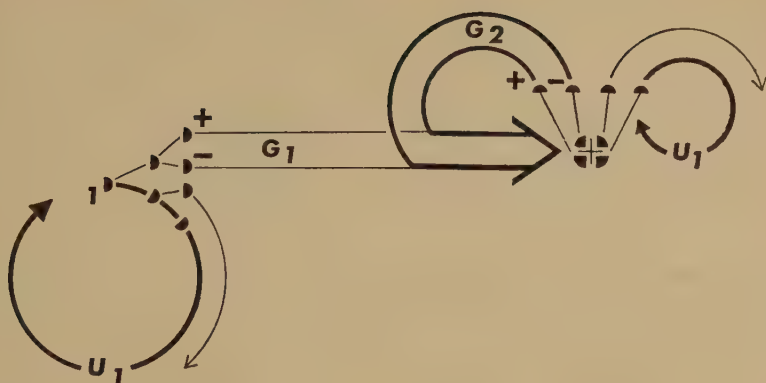


Abb. 4

Die Abbildung 4 erläutert am Beispiel eines Einzelllers den Übergang von der ungeschlechtlichen monocytogenen Fortpflanzung (U 1) zur geschlechtlichen dicytogenen Fortpflanzung (G 1 bzw. G 2).

Zeichenerklärung:

- = haploider Einzeller,
- ± = Geschlechts-Differenzierung,
- ⊕ = (zygotische) Meiose,
- ⊙ = geschlechtliche dicytogene Fortpflanzung (durch Mito-Gameten = G 1, durch Meio-Gameten = G 2),
- ⇒ = Befruchtung,
- ⊙ = ungeschlechtliche monocytogene Fortpflanzung (durch Zweiteilung = U 1).

Abb. 4:

Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zweiteilung (U 1) und geschlechtliche dicytogene Fortpflanzung durch Mito-Gameten (G 1) bzw. Meio-Gameten (G 2) bei dem einzelligen Haplonten Chlamydomonas eugametos. Die Ausgangszelle 1 für die ungeschlechtliche Fortpflanzung hat den Wert eines Mito-Agameten. Die Nachkommen dieser Zelle setzen in dem hier angenommenen Fall nur z. T. den Rhythmus der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Zweiteilung (U 1) fort, da zwischen zwei geschlechtsverschiedenen Zellen (+ und —) Befruchtung stattfindet. Damit ist der Übergang von der ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung gegeben.

Die aus der Meiose hervorgehenden Gonen können sich ebenfalls sowohl geschlechtlich (nach G 2) als auch ungeschlechtlich (nach U 1) fortpflanzen. Sie sind im ersten Fall als Meio-Gameten, im zweiten Fall als Meio-Agameten zu werten.

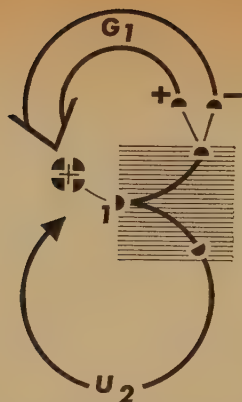


Abb. 5

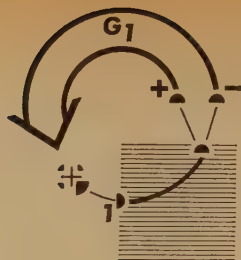


Abb. 6

Die Abbildungen 5 und 6 veranschaulichen verschiedene Fortpflanzungsmöglichkeiten bei mehrzelligen Haplonten. Aus Gründen der besseren Übersicht sind (im Gegensatz zu den Abbildungen 2 und 3) einzelne Somazellen nicht mehr dargestellt worden. Auch die Möglichkeit der polycytogenen Fortpflanzung (vgl. Abb. 3, U 4) wurde nicht mehr berücksichtigt. Ebenfalls unberücksichtigt blieben, wie auf Seite 32 bereits begründet wurde, spezielle Verhältnisse, wie z. B. Monöcie und Diöcie sowie ein etwaiger Geschlechts-Dimorphismus zwischen den Gameten. Die Geschlechtszellen sind daher stets isomorph dargestellt und lediglich durch + bzw. — als geschlechtsverschiedene Kopulanten gekennzeichnet worden. Die Gameten sind außerdem im Interesse einer eindeutigen und vergleichbaren Darstellung der Fortpflanzungs-Arten auf dieselbe Mutterzelle zurückgeführt worden.

Zeichenerklärung:

- ▷ = haploide Keimzelle,
- ± = Geschlechtsdifferenzierung,
- ⊕ = (zygotische) Meiose,
- ⌚ = geschlechtliche dicytogene Fortpflanzung (durch Mito-Gameten = G 1),
- ⇒ = Befruchtung,
- ⌚ = ungeschlechtliche monocytogene Fortpflanzung (durch Mito-Agameten = U 2),
- ≡ = haploider Mehrzeller (Soma).

Abb. 5:

Ungeschlechtliche mito-agametische Fortpflanzung (U 2) und geschlechtliche mito-gametische Fortpflanzung (G 1) eines mehrzelligen Haplonten (Prinzip). Die Ausgangszelle 1 ist im Falle der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (U 2) ein haploider Mito-Agamet. Im Falle der geschlechtlichen Fortpflanzung (G 1) ist die Ausgangszelle 1 dagegen eine Gone, die wertmäßig einen Meio-Agameten darstellt.

Abb. 6:

Ausschließlich geschlechtliche mito-gametische Fortpflanzung (G 1) bei einem mehrzelligen Haplonten (z. B. bei Armleuchtergewächsen). Die Ausgangszelle 1 hat den Wert eines Meio-Agameten. Das Meiose-Symbol ist dem Entwicklungsgang der Armleuchtergewächse angepaßt worden und soll die Tatsache ausdrücken, daß hier aus der zygotischen Meiose — nach Rückbildung von drei Zygotenkernen — nur ein haploider Keimling entsteht.

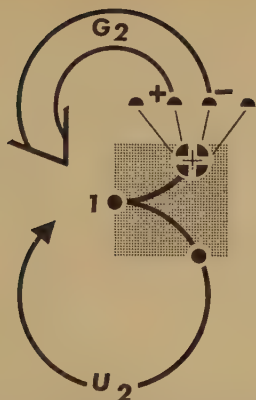


Abb. 7

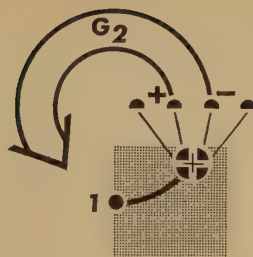


Abb. 8

Die Abbildungen 7 und 8 veranschaulichen verschiedene Fortpflanzungs-Möglichkeiten mehrzelliger Diplonten. Hierbei wurde eine etwaige polycytogene Fortpflanzung (vgl. Abb. 3, U 4) nicht mehr berücksichtigt. Ebenfalls unberücksichtigt blieben spezielle Verhältnisse, wie z. B. Monöcie, Diöcie, Geschlechts-Dimorphismus usw. (s. S. 32). Die Gameten wurden zugunsten einer eindeutigen und vergleichbaren Darstellung der Fortpflanzungs-Arten isomorph gezeichnet (geschlechtliche Differenzierung durch + bzw. —) und stets auf dieselbe Mutterzelle zurückgeführt. Einzelne Somazellen (vgl. Abb. 2 und 3) wurden nicht mehr eingezeichnet.

Zeichenerklärung:

- = haploide Keimzelle,
- = diploide Keimzelle bzw. Zygote,
- ⊕ = Geschlechts-Differenzierung,
- ⊗ = (gametocytische) Meiose,
- ⊗ = geschlechtliche dicytogene Fortpflanzung (durch Meio-Gameten = G 2),
- ⇒ = Befruchtung,
- ⊗ = ungeschlechtliche monocytogene Fortpflanzung (durch Mito-Agameten = U 2),
- = diploider Mehrzeller (Soma).

Abb. 7:

Ungeschlechtliche mito-agametische Fortpflanzung (U 2) und geschlechtliche meio-gametische Fortpflanzung (G 2) eines mehrzelligen Diplonten (Prinzip). Die Ausgangszelle 1 ist im Falle von U 2 ein diploider Mito-Agamet, im Falle von G 2 eine Zygote(!).

Abb. 8:

Ausschließlich geschlechtliche meio-gametische Fortpflanzung (G 2) eines mehrzelligen Diplonten (z. B. eines höheren Metazoons). Die Ausgangszelle 1 ist eine Zygote.

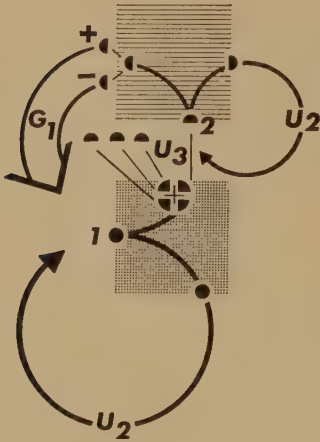


Abb. 9

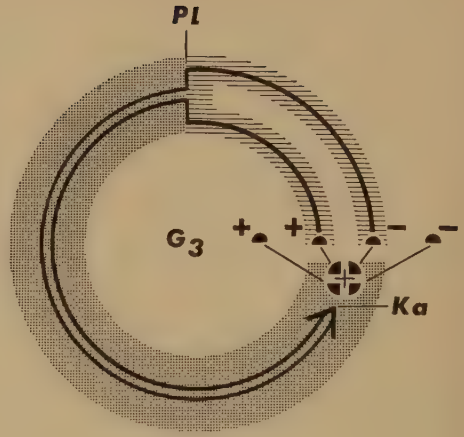


Abb. 10

Die Abbildungen 9 und 10 erläutern das Prinzip des Generationswechsels am Beispiel von Diplohaplonten. Ebenso wie in den Abbildungen 5, 6, 7 und 8 blieben spezielle Verhältnisse, wie z. B. Monöcie, Diöcie und der Geschlechts-Dimorphismus, unberücksichtigt. Die Geschlechtszellen wurden isomorph gezeichnet und lediglich durch + bzw. — als geschlechtsverschieden markiert. Sie wurden außerdem aus vergleichenden Gründen stets auf dieselbe Mutterzelle zurückgeführt. Die Möglichkeit der polycygoten Fortpflanzung (vgl. Abb. 3, U4) ist nicht berücksichtigt worden. Einzelne Somazellen wurden (im Gegensatz zu den Abb. 2 und 3) nicht mehr vermerkt.

Zeichenerklärung:

- ♂ = haploide Keimzelle,
- = diploide Keimzelle bzw. Zygote,
- ⊕ = Geschlechts-Differenzierung,
- ⊕ = (agametocytische) Meiose,
- ⌚ = geschlechtliche dicytogene Fortpflanzung (durch Mito-Gameten = G 1),
- ➔ = Befruchtung,
- ⌚ = ungeschlechtliche monocyotene Fortpflanzung (durch Mito-Agameten = U 2),
- ⌚ = von sexuell determinierten Meio-Agameten ausgehende und über Soma-togamie verlaufende geschlechtliche Fortpflanzung bestimmter Pilze,

Pl = Plasmogamie,

Ka = Karyogamie,

≡ = haploider Mehrzeller (Soma),

▢ = diploider Mehrzeller (Soma).

Abb. 9:

Schematische Darstellung eines heterophasischen, isomorphen und zweigliedrigen Generationswechsels (Prinzip). Die Abbildung entspricht in bezug auf den Typ des Kernphasenwechsels, die Morphologie und die Anzahl der am Generationswechsel beteiligten Glieder den Verhältnissen der Braunalge *Dictyota* (deren Gametophyten jedoch diöcisch sind!).

Die mit Hilfe von Mito-Gameten erfolgende dicytogene geschlechtliche Fortpflanzung (G1) wird im Rahmen des Entwicklungsganges durch eine über Meio-Agameten erfolgende monocytogene ungeschlechtliche Fortpflanzung (U3) komplettiert. Die hierbei auftretenden Meio-Agameten sind (im Gegensatz zu den Meio-Agameten des in Abb. 10 dargestellten Generationswechsels) geschlechtlich neutral. Die einzelnen Generationen sind grundsätzlich befähigt, sich selbst mito-agametisch (nach U2) zu reproduzieren. Beachte hierbei die verschiedenen Chromosomensätze der Mito-Agameten!

Die Ausgangszelle für den Sporophyten (1) ist im Falle von G1 eine Zygote, im Falle von U2 ein diploider Mito-Agamet. Die Ausgangszelle für den Gametophyten (2) ist im Falle von U3 ein ungeschlechtlicher Meio-Agamet, im Falle von U2 ein haploider Mito-Agamet.

Abb. 10:

Schematische Darstellung eines heterophasischen, heteromorphen und zweigliedrigen Generationswechsels eines genotypisch diöcischen Basidiomyceten. Der Entwicklungsgang ist dadurch charakterisiert, daß obligatorische Fortpflanzungszellen nur noch in Form geschlechtlich differenzierter Meio-Agameten (+ bzw. —) auftreten. Die aus ihnen auskeimenden haploiden Hyphen vereinigen sich somatogam zu einer dikaryotischen Generation. Die zeitliche und räumliche Einheit der Befruchtung ist aufgehoben, indem Plasmogamie (Pl) und Karyogamie (Ka) durch eine ausgedehnte Dikaryophase voneinander getrennt sind.

Wie weiter oben bereits ausgeführt worden ist, fassen wir die mit Hilfe geschlechtlich differenzierter Meio-Agameten erfolgende Fortpflanzung, die im Falle der hier erwähnten Pilze zur Erzeugung haploider Hyphen führt, als eine monocytogene geschlechtliche Form (G3) auf.

VII. ANHANG

Beschreibung einiger Fortpflanzungs-Erscheinungen von Pflanzen und Tieren unter dem Aspekt der oben erörterten allgemeinen Zusammenhänge und unter Berücksichtigung verschiedener Synonyma.

A. Pflanzen

1. Algen

Über die phylogenetische Entwicklung der Algen können heute nur Vermutungen geäußert werden, da der Mangel an einem ausreichenden fossilen Material bisher kein gesichertes System zustandekommen ließ. Das drückt sich in der botanischen Literatur in verschiedenen taxonomischen Gruppierungen aus. Hierbei gewinnen für die heutige Systematik die Ergebnisse physiologisch-chemischer Untersuchungen gegenüber der Feststellung morphologischer Merkmale immer mehr an Bedeutung. Im allgemeinen wird z. Z. folgendes anerkannt:

- a. Die einzelnen Algen-Reihen gehen vermutlich auf geißelalgenähnliche Vorfahren zurück.
- b. Es markieren sich im Algen-Reich mehrere Gruppen, die in sich einheitlich erscheinen: Rotalgen, Braunalgen, Kieselalgen, Jochalgen.
- c. Die den einzelnen Gruppen zugeordneten Algen scheinen miteinander enger verwandt zu sein.

Den folgenden Ausführungen liegt eine Einteilung der Algen nach FORT (1959) zugrunde. Von den dort unterschiedenen Stämmen wurden hier berücksichtigt: Cyanophyta (Blaualgén), Chrysophyta, Phaeophyta (Braunalgen), Rhodophyta (Rotalgen) und Chlorophyta (Grünalgen).

1,1 *Cyanophyta* (Blaualgén)

Die Blaualgén (einzige Klasse: Cyanophyceae) treten als fädige Thalli oder als Einzeller auf. Letztere sind meistens durch Gallerte zu Kolonien (Coenobien) verkettet. Begeißelte Individuen kommen nie vor.

Eine geschlechtliche Fortpflanzung konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt durch Zweiteilung vegetativer Zellen. Die Blaualgénzelle kann sich aber auch unter Vergrößerung in ein Sporangium umwandeln und Mito-Agameten bilden. Diese entstehen entweder im Innern eines Sporangiums

(als Endosporen) durch Vielzellbildung oder werden (als Exosporen) nach außen hin abgeschnürt. Zuweilen bildet eine Blaualgenzelle infolge frequenter sukzedaner Teilungen auch ohne vorangegangene Umwandlung in ein Sporangium sehr kleine Agameten aus, die sog. Nanncyten (Sy: Zwergzellen).

Dauerstadien kommen durch Enzystierung vegetativer Zellen zustande. Umgibt sich ein mehrzelliger Fadenabschnitt mit einer gemeinsamen Membran, so liegt eine sog. Sammeldauerzelle (Sy: Hormocyste) vor. Den Dauerzellen ähnlich sind die Heterocysten (Sy: Grenzzellen). Sie wurden u. a. als funktionslos gewordene Fortpflanzungsorgane gedeutet. Thalluszerfall (Fragmentation) führt zur Entstehung von unbeweglichen Einzelzellen (Gonidien), aktiv beweglichen Einzelzellen (Planokokken) oder mehrzelligen, aktiv beweglichen Fadenstücken (Hormogonien).

1,2 *Chrysophyta*

Zum Stamm der Chrysophyten rechnet man drei Entwicklungsreihen, die Chrysose und Öl (nicht dagegen Stärke) assimilieren und denen der taxonomische Wert von Klassen zugesprochen wird: Chrysophyceae, Bacillariophyceae (= Diatomeae = Kieselalgen) und Xanthophyceae.

Die Fortpflanzung der *Chrysophyceae* ist durch die Bildung verkieselter Zysten charakterisiert, aus denen Zoosporen hervorgehen. Die Zystenbildung wird mit sexuellen Vorgängen in Verbindung gebracht, da in verschiedenen Fällen eine vorangegangene Kopulation „vegetativer“ Zellen beobachtet werden konnte.

Die *Kieselalgen* sind unbegeißelte, einzellige Diplonten. Ihre ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zweiteilung (vgl. Abb. 1, S. 38) führt zu Nachkommen, die im allgemeinen kleiner sind als ihre Eltern. Diese Tendenz wird meistens durch die sog. Auxosporenbildung ausgeglichen, die eine für Kieselalgen typische Form der Fortpflanzung ist und sich meistens mit sexuellen Vorgängen koppelt. Sie kommt oft in der Weise zustande, daß zwei diploide Algenzellen ihre Panzer abwerfen und sich unter Mitwirkung von Gallerte verbinden. Aus jeder dieser Mutterzellen entstehen zwei Isogameten⁶⁹. Da in jeder Mutterzelle zwei Kernteilungen, aber nur eine Teilung des Protoplasten stattgefunden hat, besitzt jeder Gamet zunächst noch zwei haploide Kerne, von denen

⁶⁹ Bei *Gomphonema parvulum* zeigen die geschlechtsverschiedenen Isogameten bereits ein unterschiedliches Verhalten: Der männliche Gamet fungiert als Wandergamet, der weibliche als Ruhegamet.

jedoch jeweils einer degeneriert. Nach der Kopulation von je zwei der insgesamt vier Gameten liegen schließlich zwei Zygoten vor, die verkieselte Hüllen ausbilden und dann Auxosporen genannt werden. Von diesem Typ der Auxosporenbildung kommen Abweichungen vor:

- a. Es entstehen in einer Mutterzelle zwar vier haploide Kerne, jedoch nur ein Gamet, da drei Kerne degenerieren (= reduzierter Typ der Auxosporenbildung).
- b. Die Auxospore kommt durch Selbstbefruchtung (Automixis) zustande. Hierbei liefert die Mutterzelle vier haploide Kerne, von denen zwei degenerieren. Der Protoplast teilt sich in zwei Gameten, die miteinander kopulieren (Paedogamie).
- c. Die Auxosporen entstehen in Ein- oder Zweizahl ohne Befruchtung aus dem Zellinhalt eines vegetativen Individuums (Apomixis).
- d. Die Auxospore ist das Ergebnis einer Oogamie. In einer Mutterzelle (Oogonium) degenerieren 3 von 4 haploiden Kernen. Es bildet sich ein unbeweglicher Gamet (Ei) aus, der im Oogonium befruchtet wird. Die männlichen Gameten sind begeißelt (Spermatozoiden). Sie entstehen zu viert aus dem Inhalt eines Antheridiums, an dem sich keine Kerndegenerationen abspielen.

Als Dauerstadien kommen bei den Kieselalgen endogene Zysten mit verkieselten Schalen vor.

Die Zoosporen der *Xanthophyceae* besitzen meistens zwei ungleich lange Geißeln. Die Vertreter dieser Klasse werden daher auch Heterocontae genannt. Ihrer ungeschlechtlichen mito-agametischen Fortpflanzung dienen Plano- und Aplanosporen. Als Dauerstadien fungieren endogene Zysten.

Das Vorkommen einer geschlechtlichen Fortpflanzung beschränkt sich auf den Fall *Vaucheria*, wenn man diese Algen-Gattung wegen ihres Assimilationsproduktes (Öl) zu den Xanthophyzeen rechnet. Hierbei findet Oogamie statt, die zahlreiche Autoren als charakteristischen Befruchtungs-Typ der Grünalgen ansehen und auch systematisch verwerten. Die einzelnen Vertreter der Gattung *Vaucheria* sind fadenförmige, vielkernige und unseptierte Thalli. Nur ihre Fortpflanzungsorgane werden durch Querwandbildung abgegrenzt. Im Gegensatz zu einigen marinen Formen sind die im Süßwasser lebenden *Vaucheria*-Arten monöisch, so daß männliche und weibliche Geschlechtsorgane auf demselben Thallus in unmittelbarer Nachbarschaft ausgebildet werden. In den Antheridien entstehen zahlreiche biziliate Androgameten. Die Oogonien sind zunächst vielkernig. Ihr Inhalt

wandelt sich aber zu einer einzigen reifen und einkernigen Oosphaere um. Die Hypnozygote keimt nach einem Ruhestadium aus.

Die Organe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung sind bei *Vaucheria* Sporangien. In ihnen entwickeln sich in Einzahl die sog. Synzoosporen, die Konglomerate von biziliaten Zoosporen darstellen. Terrestrische *Vaucheria*-Arten bilden Aplanosporen aus.

1,3 *Phaeophyta* (Braunalgen)

Im Entwicklungszyklus der meisten Braunalgen (einzige Klasse: *Phaeophyceae*) tritt ein Generationswechsel auf (vgl. Abb. 9, S. 42). Die hierbei beteiligten Generationen, der diploide Sporophyt und der haploide Gametophyt, können morphologische Unterschiede zeigen. Dies hat in der Systematik zur Bildung sog. Ordnungsgruppen (Cohortes) geführt:

a. *Isogeneratae*:

Braunalgen mit isomorphem Generationswechsel (z. B. *Ectocarpales* und *Dictyotales*).

b. *Heterogeneratae*:

Braunalgen mit heteromorphem Generationswechsel. Der Sporophyt ist im allgemeinen größer als der Gametophyt (z. B. bei *Laminariales*). Ausnahmsweise kann aber auch der Gametophyt den Sporophyten an Größe übertreffen (z. B. bei *Cutleria multifida*).

c. *Cyclospora*:

Braunalgen ohne Generationswechsel. Der Gametophyt ist bis auf die Gameten, die auf dem Sporophyten gebildet werden, reduziert (z. B. bei *Fucales*).

Der isomorphe Generationswechsel wird als der phylogenetisch ältere angesehen.

Die spezifischen Fortpflanzungs-Zellen der Braunalgen sind Gameten und Agameten. Sie sind in vielen Fällen begeißelt und besitzen dann einen charakteristischen birnförmigen Zelleib, dem zwei ungleich lange Geißeln seitlich entspringen. Die Gametangien sind bei den einzelnen Arten unterschiedlich gebaut. Es bestehen Übergänge von vielzelligen (plurilokulären) Isogametangien bis zu einzelligen Antheridien und Oogonien. Die Geschlechtsorgane mancher Braunalgen (*Fucus*) befinden sich in hohlkugelartigen Thallus-Einsenkungen, den sog. Konzeptakeln (Syn.: Gametocytenstände). Die Gameten können als Isogameten (z. B. bei *Ectocarpus siliculosus*), als Anisogameten (z. B. bei *Cutleria multifida*) oder als Spermatozoiden und Eier (z. B. bei

Laminariales und Fucales) ausgebildet sein. Demnach kommt es bei den Braunalgen entweder zur Iso-, Aniso- oder Oogamie. Aus der Zygote entwickelt sich in den Fällen von Generationswechsel ein diploider Sporophyt, der in ungekammerten (unilokulären) Sporangien Meio-Agameten ausbildet. Bei den Dictyotales kommen Aplanosporen vor. Einige Gattungen (*Laethesia* und *Ectocarpus*) erzeugen in gekammerten (plurilokulären) Sporangien diploide Mito-Agameten, die auch als neutrale Sporen bezeichnet werden. Hierdurch wird der Sporophyt von den Gesetzmäßigkeiten des Generationswechsels unabhängig, so daß seine Fortpflanzung auch ohne Einschaltung einer haploiden Generation gesichert ist (vgl. Abb. 9, U 2, S. 42). Die Verbreitung der Braunalgen geschieht häufig auch durch Thallus-Zerfall⁷⁰.

Von den bisher geschilderten Verhältnissen kommen zahlreiche Abweichungen vor. So erzeugt z. B. *Ectocarpus tomentosus* ausschließlich diploide Mito-Agameten (vgl. Abb. 2, S. 38) und unterdrückt damit die haploide Generation. Bei *Ectocarpus siliculosus* findet neben der Bildung diploider Mito-Agameten und neben einem Generationswechsel auch parthenogenetische Entwicklung von Gameten statt. Hierbei ist allerdings zu beachten, daß bei *Ectocarpus* — ähnlich wie bei *Chlamydomonas eugametos* — die Übergänge zwischen Gameten und Agameten fließend und daher schwer beurteilbar sind. *Ectocarpus virescens* soll sich ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Geschlechtsverschiedenes Verhalten von morphologischen Isogameten läßt sich als sog. Gruppenbildung bei *Ectocarpus siliculosus* beobachten, die unter dem Einfluß männlicher und weiblicher Gamone zustandekommt; während innerhalb einer solchen Gruppe schwärmender Geschlechtszellen die männlichen Gameten ihre Motilität behalten, ziehen die weiblichen ihre Geißeln nach einer gewissen Zeit ein und setzen sich fest; hierauf kommt es zur Kopulation.

1,4 *Rhodophyta* (Rotalgen)

Die Rotalgen (einzige Klasse: *Rhodophyceae*) sind überwiegend marine, stets an einem Substrat haftende Thallophyten. Verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Pflanzen-Gruppen sind ungewiß. Ähnlichkeiten bestehen jedoch hinsichtlich:

- a. der Befruchtungsvorgänge und der Fruchtbildung zwischen Rotalgen und Schlauchpilzen,

⁷⁰ Nach A. BRAUN sollte man bei Pflanzen, die sich regelmäßig durch Fragmentation fortpflanzen, von Dividuen sprechen.

- b. der Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane zwischen Rotalgen und der Grünalge *Coleochaete*,
- c. bestimmter Farbstoffe und der Geißellosigkeit der Fortpflanzungszellen zwischen Rotalgen und Blaualgen.

Die Fortpflanzung der Rotalgen gilt als hochspezialisiert. Sie weist bei den zahlreichen Arten viele Besonderheiten auf, ist jedoch stets gekennzeichnet durch Geißellosigkeit der Keimzellen und durch Oogamie.

Das weibliche Geschlechtsorgan der Rotalgen heißt Karpogon. An ihm befindet sich ein Empfängnisorgan, die sog. Trichogyne (auch: das Trichogyn). Sie geht — im Gegensatz zur Trichogyne der Grünalge *Coleochaete* — aus einer eigenen Zelle hervor. Karpogon und Trichogyne werden auch als Procarpium bezeichnet.

Das männliche Geschlechtsorgan (Sy: Androgametangium, Spermatangium, Spermogonium) erzeugt nur einen einzigen nackten Gameten, das sog. Spermatium, das mit Hilfe des Wassers passiv zur Trichogyne gelangt. Nur der Kern des Spermatiums dringt durch die Trichogyne in das Karpogon bis zur Eizelle vor, mit deren Eikern er verschmilzt.

Die ontogenetische Entwicklung der Rotalgen verläuft unterschiedlich:

- a. Sie vollzieht sich z. B. bei den Bangiales ohne Generationswechsel, da infolge zygotischer Meiose Meio-Agameten (Karposporen) entstehen, aus denen direkt die Gametophyten auskeimen (vgl. Abb. 5, S. 40).
- b. Bei *Nemalion* findet zwar auch eine zygotische Meiose statt. Es entsteht jedoch nach einer Serie weiterer Zellteilungen zunächst ein Konglomerat haploider Fäden, der sog. Gonimoblast⁷¹. Erst diese haploide Generation erzeugt in ihren Karposporangien haploide Mito-Agameten (Karposporen), aus denen sich die Gametophyten entwickeln. Da sowohl Karposporophyt als auch Gametophyt in bezug auf ihre Kernphase gleich sind (nämlich haploid), spricht man hier auch von einem mono- bzw. homophasischen Generationswechsel.
- c. In anderen Fällen, z. B. bei *Polysiphonia*, erfolgt die Meiose agametocytisch (= intermediär). Aus der Zygote geht ein diploider Karposporophyt⁷² hervor, der diploide Mito-Agameten (Karpo-

⁷¹ Sy: Karposporophyt, Verbindungsfäden, sporogene Fäden. Die sporogenen Fäden können von Hüllzweigen, die aus der Tragzelle eines Karpogons hervorgehen, eingeschlossen werden. Es liegt dann eine Hüllfrucht (Zystokarp) vor. Eine solche Bildung wird, wenn sie später scheidenartig die Karposporen umgibt, Perikarp genannt.

⁷² Sy: sporophytischer Gonimoblast, Protosporophyt.

sporen) liefert. Jede Karpospore entwickelt sich zu einem diploiden Tetrasporophyten (Sy: Deuterosporophyt). Erst in dessen Tetrasporangien erfolgt bei der Tetrasporenbildung (= Meio-Agameten-Bildung) die Reduktion. Aus den haploiden Tetrasporen (= Meio-Agameten) gehen die Gametophyten hervor. Hier liegt also ein dreigliedriger Generationswechsel mit zwei agametischen Generationen und einer gametischen Generation vor⁷³. Er wird als diplo- bzw. heterophasischer (oder auch als heterophasisch-homophasischer) Generationswechsel bezeichnet, da die am Zyklus beteiligten Generationen infolge agametocytischer Meiose verschiedene Kernphasen repräsentieren.

Sowohl die Gametophyten als auch die Sporophyten der Rotalgen reproduzieren sich mitunter durch Mito-Agameten (vgl. Abb. 9, U 2, S. 42).

1,5 *Chlorophyta* (Grünalgen)

Die Grünalgen stimmen u. a. hinsichtlich ihrer Assimilationspigmente und ihres Assimilationsproduktes (Stärke) mit den Moos-, Farn- und Blütenpflanzen überein. Man vermutet daher zwischen diesen Pflanzen-Gruppen engere entwicklungsgeschichtliche Beziehungen und sieht z. Z. die Grünalgen als Ausgangspunkt für die Entwicklung der übrigen grünen Pflanzen an. Zum Stamm der Chlorophyten rechnet man folgende Klassen: Chlorophyceae (Grünalgen im engeren Sinne), Conjugatophyceae (Jochalgen) und Charophyceae (Armleuchtergewächse).

a. *Chlorophyceae*

Der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dienen im allgemeinen Zoosporen. Sie entstehen nur in einigen Fällen in besonders angelegten Sporangien. Viele Grünalgen (besonders die kokkalen Formen) bilden Aplanosporen aus. *Eudorina elegans* pflanzt sich durch Vielfachteilung fort. Vegetative Verbreitung erfolgt über Dauerstadien und durch Thallusfragmentation.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung treten Iso-, Aniso- oder Oogamie auf. Das Verschmelzungsprodukt der Chlorophyteen-Gameten wird im Falle einer Iso- oder Anisogamie Zygospore, im Falle einer Oogamie Oospore genannt.

Der Entwicklungs-Zyklus der Chlorophyteen vollzieht sich in verschiedenen Formen. Am häufigsten trifft man den Wechsel zwi-

⁷³ Bei einigen diöcischen Florideen tritt zwischen den männlichen und weiblichen Gametophyten bereits ein Geschlechts-Dimorphismus auf.

schen haploider Alge und diploider Zygote an. Hierbei führt die zygotische Meiose zur Meio-Agametenbildung. Die diploide Phase kann sich jedoch auch auf Zygote *und* Alge erstrecken, indem die diploide Zygote direkt zu einer diploiden Pflanze auskeimt. In diesem Falle erfolgt die Reduktion als gametocytische Meiose, wobei Meio-Gameten entstehen (vgl. Abb. 7, S. 41). Mit dem Wechsel zwischen diploider und haploider Phase kann in anderen Fällen ein Generationswechsel verbunden sein. Aus der Zygote entwickelt sich dann direkt ein Sporophyt. Die Sporenbildung ist mit agametocytischer (= intermediärer) Meiose verbunden, so daß Meio-Agameten verbreitet werden. Aus ihnen gehen Gametophyten hervor, die Mito-Gameten erzeugen (vgl. Abb. 9, S. 42).

Sporophyt und Gametophyt sind z. B. bei *Cladophora* morphologisch gleich (isomorpher Generationswechsel). Die Gattung *Monostroma* bringt dagegen in ihrem Lebenszyklus kleine, einzellige Sporophyten und große, mehrzellige Gametophyten hervor (heteromorpher Generationswechsel).

b. *Conjugatophyceae*

Die Jochalgen sind Haplonten. Sie bewohnen das Süßwasser und kommen als Einzeller oder mehrzellige Fäden vor. Da bei Jochalgen weder Zoosporen noch begeißelte Gameten auftreten, werden sie auch Acontae genannt.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung erfolgt durch Teilung vegetativer Zellen. Während z. B. bei den Zygnematazeen die Zellwände der Mutterzellen hierbei erhalten bleiben und sich durch Wachstum den größer werdenden Tochterzellen anpassen, muß bei den beschalteten Desmidiaceen jede Tochterzelle eine Schalenhälfte ergänzen. Unter den fädigen Jochalgen findet Fragmentation statt.

Die geschlechtliche Fortpflanzung ist durch einen bestimmten Kopulationstyp charakterisiert. Es handelt sich dabei um die sog. Konjugation, bei der zwei Algenzellen durch Ausbildung von Kopulationskanälen und Gallerthüllen miteinander in Verbindung treten. Jede einzelne Algenzelle erzeugt einen unbegeißelten, amöboid beweglichen Gameten. Die Befruchtung erfolgt isogam oder anisogam. Wird die Befruchtung aus äußeren Gründen unterbrochen, so können sich die Gametangien-Inhalte einzystieren und Dauerformen (sog. Parthenosporen bzw. Azygosporen) bilden.

Die ontogenetische Entwicklung der Jochalgen weist im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung einen zygotischen Kernphasenwechsel auf. Hierbei entstehen in der Zygote (Sy: Joch-

spore, Zygospor) wahrscheinlich regelmäßig infolge zygotischer Meiose vier haploide Zygotenkerne. Die Anzahl der sich entwickelnden Keimlinge ist jedoch verschieden (zwei, vier oder einer).

c. *Charophyceae*

Die Armleuchtergewächse sind thallöse, meist monöcische Haplonten, deren Morphologie an Schachtelhalme erinnert. Ihre Herkunft ist umstritten. Im System werden sie wegen ihrer Assimilationspigmente und wegen des Assimilationsproduktes Stärke zu den Grünalgen gestellt. Die Armleuchtergewächse distanzieren sich jedoch von anderen Pflanzen-Gruppen durch die eigenartige Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane und durch deren Anatomie, so daß eine Homologisierung mit den Fortpflanzungsorganen anderer Algen nicht immer durchgeführt worden ist. Das spiegelt auch die Terminologie wider.

Eine agametische Fortpflanzung kommt bei den Armleuchtergewächsen nicht vor. Der vegetativen Verbreitung dienen Knöllchen, die an unterirdischen Pflanzenteilen entstehen, und sogenannte nacktfüßige Zweige, die den Blattachselsn entspringen.

Die Organe der geschlechtlichen Fortpflanzung sind durch folgende Besonderheiten charakterisiert:

Die weiblichen Geschlechtsorgane (Sy: Eiknospen, Sporophydien, Sporenknospen) bestehen aus einer Hülle (Sporostegium) von fünf fadenförmigen, spiralig gewundenen Zellen (Sy: Spiralzellen, Sporostegiumzellen, Hüllfäden, Hüllschläuche), die das Ei und eine bis drei Oogonialzellen (Wendzellen) umschließen. Am freien Ende des Hüllkörpers befindet sich ein mehrzelliges Krönchen (Coronula). Die Basis der Eiknospe bildet eine sog. Knotenzelle. Die Entwicklung des weiblichen Gametangiums nimmt ihren Ausgang von einer sog. Initialzelle (Mutterzelle). Aus ihr entstehen durch horizontal verlaufende Zellteilungen eine Oogonium-Initiale (→ Eizelle, Wendzellen), eine Sporostegium-Initiale (→ Knotenzelle, Spiralzellen) und eine bis zwei Tragzellen (= Basis des gesamten Gametangiums).

Das männliche Geschlechtsorgan (Samenknospe) ist ein aus neun Wandzellen gebildeter kugelförmiger Hohlkörper. Jede Wandzelle besitzt ein zentral gerichtetes Manubrium, an dessen freiem Ende sich ein Köpfchen mit zahlreichen spermatogenen Fäden (Sy: antheridiale Fäden) befindet. Diese zunächst einzelligen Fäden werden durch Querwandbildung aufgeteilt, wobei bis zu 225 flache Kammern entstehen. In jeder dieser Kammern entwickelt sich ein bi-

ziliates Spermatozoid. Die spermatogenen Fäden werden als eigentliche Antheridien, die Samenknospe als Antheridienstand gedeutet. Die Kopulation der Mito-Gameten verläuft in Form einer Oogamie. Infolge Reservestoffspeicherung und Schalenbildung kommt es zu fruchtähnlichen Veränderungen an Zygote (Oospore) und Sporostegium (Sporoderm), die dann auch zusammen als Oosporangium bezeichnet werden.

Der Individualzyklus der Armleuchtergewächse verläuft ohne Generationswechsel. Die Reduktion des diploiden Chromosomensatzes erfolgt bei der Zygotenkeimung (zygotische Meiose). Hierbei entsteht nach Degeneration von drei Zygoten-Kernen ein haploider Keimling (vgl. Abb. 6, S. 40).

In einigen Fällen (z. B. bei *Chara crinita*) ist Parthenogenese beobachtet worden.

2. Pilze

Die Zusammenstellung einiger Grundtatsachen der Pilz-Fortpflanzung erfolgte unter Berücksichtigung der im Lehrbuch der Botanik für Hochschulen von 1962 enthaltenen taxonomischen Gruppierung. Danach werden im einzelnen unterschieden:

Abteilung: Mycophyta (Pilze)

- I. Unterabteilung: Myxophytina (Schleimpilze)
 - Klasse: Myxomycetes
- II. Unterabteilung: Eumycophytina (Fungi, Echte Pilze)
 - 1. Klasse: Phycomycetes (Algenpilze, Niedere Pilze)
 - 2. Klasse: Eumycetes (Höhere Pilze)
 - 1. Unterklasse: Ascomycetes (Schlauchpilze)
 - 2. Unterklasse: Basidiomycetes (Ständerpilze)

Die geschlechtliche Fortpflanzung im Pilzreich ist dadurch charakterisiert, daß zum großen Teil an die Stelle ursprünglicher Befruchtungsformen (Merogamie) sekundäre Befruchtungsprozesse (Deutero-gamie) getreten sind. Diese Entwicklung lief vermutlich der Übersiedlung der Pilze vom Wasser zum Lande und ihrem Übergang zum Parasitismus parallel. Ursprüngliche Verhältnisse finden wir noch bei Algenpilzen in Form von Isogamie (z. B. bei *Olpidium brassicae*), Anisogamie (z. B. bei *Allomyces javanicus*) und Oogamie (z. B. bei *Monoblepharis*-Arten). Die Schwärmer von *Olpidium brassicae* besitzen sogar noch in gleichem Maße die Potenzen zur agametischen wie zur gametischen Entwicklung. Aber bereits in dieser Pilzklasse beginnt die

sog. Krise der Sexualität (GÄUMANN), indem z. B. bei den Oomyzeten in den Oogonien zwar noch individualisierte Eizellen ausgebildet werden, das männliche Geschlecht jedoch nur noch in Form von Spermakernen zur Befruchtung gelangt. Der Beförderung der Spermakerne zu den Oogonien dienen Befruchtungsschläuche, die von den Antheridien ausgehen. In diesem Verhalten sieht GÄUMANN (1949) eine Parallele zum Übergang von der Zooidiogamie zur Siphonogamie bei den Gymnospermen (s. u.). Einen ausgesprochen deuterogamen Befruchtungsprozeß stellt die Gametangienkopulation dar, bei der die zoenozytischen Inhalte männlicher und weiblicher Gametangien zu einer Zoenozygote (Sy: Synzygospore) verschmelzen. Sind die kopulierenden Gametangien nicht sichtbar als männlich oder weiblich differenziert, so spricht man auch von Zyogamie. Eine solche Befruchtungsform ist bei den Zygomycetales üblich. Eine für Askomyzeten (z. B. *Pyronema confluens*) typische Erscheinung ist die Anisogametangiogamie zwischen Askogonen und Antheridien. Bei bestimmten Askomyzeten (*Bombardia*) werden jedoch noch in flaschenförmigen Organen, den Spermogonen, kleine, nackte, einkernige Zellen, die sog. Spermatien⁷⁴ erzeugt, die mit den Eikernen der Askogone kopulieren. GÄUMANN (1949) spricht die Spermatien als sexualisierte Sporen an, die als Ersatz für die nicht mehr zur Ausbildung gelangenden Androgameten (bzw. deren Kerne) zu gelten hätten, und bezeichnet diese Erscheinung als Spermatisierung. HARTMANN (1956) sieht dagegen die Spermogone als Antheridien und die Spermatien als Androgameten an und deutet ihr Auftreten (innerhalb einer Pilzgruppe, die in dieser Beziehung im allgemeinen deutlich rückgebildet ist) als eine „Reminiszenz an die ursprüngliche Bildung freibeweglicher Gameten“. In anderen Fällen kommt es zwischen den Eikernen eines Askogons zur Parthenogamie. Die „Krise der Sexualität“ führt schließlich zur völligen Unterdrückung der Ausbildung von Geschlechtsorganen. Die Sexualität bleibt jedoch auch weiterhin bestehen. Sie findet ihren Ausdruck in der Somatogamie, bei der „sexualisierte“ vegetative Hyphen kopulieren (vgl. Abb. 10).

Im Verlaufe des Ersatzes merogamer Befruchtungsprozesse durch deuterogame tritt (von den Askomyzeten aufwärts) außerdem die sog. Dikaryotisierung auf. Hierunter versteht man die Einschaltung einer Paarkernphase⁷⁵ in den Entwicklungszyklus, so daß Plasmogamie und

⁷⁴ Sy: Androkonidien, Befruchtungssporien, Spermiosporien.

⁷⁵ Sy: Dikaryophase, Dihaplophase, dikaryotischer Sporophyt, Synkaryophyt, Dikaryont, Paarkernmyzel, Dikaryophyt, speziell bei Askomyzeten: ascogene Hyphen, speziell bei Basidiomyzeten: Schnallenmyzel.

Karyogamie zeitlich und räumlich voneinander getrennt werden (vgl. Abb. 10). Die Paarkerne (Dikaryen) pflanzen sich bei Askomyzeten meistens nur durch einige konjugierte Teilungen fort. Bei Basidiomyzeten erstreckt sich dagegen die Paarkernphase infolge zahlloser konjugierter Teilungen in der Regel über Jahre. Während das Paarkernmyzel der Askomyzeten vom haploiden Myzel (Sy: Gametophyten-Myzel) ernährt wird und mit diesem (ähnlich wie bei den Moospflanzen) einen gemeinsamen Vegetationskörper bildet, ist das Paarkernmyzel der Basidiomyzeten ernährungsphysiologisch unabhängig. Unmittelbar nach der Karyogamie finden Meiose und Fruktifikation statt. Die Bildung der Meio-Agameten erfolgt endogen (b. Askomyzeten) oder exogen (b. Basidiomyzeten). Außer den Meio-Agameten (Sy: Hauptfruchtformen, Meiosporen) kommen bei Pilzen infolge ungeschlechtlicher Fruktifikation Mito-Agameten (Sy: Nebenfruchtformen, Thallosporen, Konidien) vor. Die Fungi imperfecti pflanzen sich ausschließlich durch Mito-Agameten fort.

Vegetative Dauerformen sind Oidien, Chlamydosporen und Sklerotien.

Lichenes (Flechten)

Flechten stellen komplexe Thallophyten dar, die meistens aus symbiontisch verbundenen Askomyzeten und Grün- bzw. Blaualgen bestehen. Sie werden systematisch oft den Pilzen zugeordnet. Die in den Flechten vertretenen Algen werden (nach ENGLER, 1954, fälschlich) auch Gonidien genannt.

Die vegetative Fortpflanzung der Flechten erfolgt durch Loslösung von Thallusstücken (berindete Thallusstücke heißen Isidien) oder durch die Verbreitung besonderer, aus Algenzellen und Pilzhypen bestehenden Körperchen, der sog. Soredien (Sy: Brutknöschen, Brutkörper).

Die Algenzellen der Flechten vermehren sich ausschließlich ungeschlechtlich. Die Pilzfäden haben dagegen die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung beibehalten. Da es sich meistens um Askomyzeten handelt, finden sich im allgemeinen auch deren Geschlechtsorgane (Asogone und Antheridien).

Die Fruchtkörper der Flechten enthalten die Sporen und sind entweder in den Thallus eingesenkt (Perithezien) oder überragen dessen Oberfläche (Apothecien). Mitunter können zusammen mit den Pilzsporen auch Algenzellen verbreitet werden, die man dann als Hyme-

nalgonidien bezeichnet. Bestimmte Behälter, die Pyknidien (Sy: Spermogonien, Conidangien, Pyknokonidangien), sind den Perithezien ähnlich. Sie erzeugen durch Abschnürung besonders kleine Sporen: die Pyknokonidien (Sy: Konidien, Spermatien).

3. Bryophyta (Moospflanzen)

Moospflanzen und Farnpflanzen sind durch den gemeinsamen Besitz *mehrzelliger* Fortpflanzungsorgane (Sporangien und Gametangien) miteinander verbunden.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind flaschenförmig und heißen Archegonien. Moos- und Farnpflanzen werden daher auch als Archegoniatae systematisch zusammengefaßt. Die Archegonienwand umschließt bei Moospflanzen eine Zentralzelle (Sy: Innenzelle). Aus ihr entstehen durch Zellteilungen eine Eizelle (Sy: Oosphaere), eine Bauchkanalzelle und mehrere Halskanalzellen. Bauch- und Halskanalzellen sind der Eizelle homolog.

Die männlichen Geschlechtsorgane heißen wie die entsprechenden — allerdings einzelligen! — Organe der Algen Antheridien. Sie enthalten spermatogenes Gewebe. Aus einer spermatogenen Zelle entstehen durch Zellteilung zwei Spermatiden und aus jeder Spermatide durch Umbildung ein biziliates Spermatozoid. Die Spermatozoiden werden entweder durch Verschleimung und Verquellung der Antheridienwand frei (Lebermoose), oder es ermöglicht eine Öffnungsklappe ihren Austritt (Laubmoose). Die größten Spermatozoiden (Körperlänge bis 0,144 mm) wurden bei *Pellia neesiana* gefunden.

Bei den monöcischen Moospflanzen können die Geschlechtsorgane (nach KNOLL) in folgender Verteilung vorkommen:

- a. *Parözie* (männliche und weibliche Geschlechtsorgane befinden sich auf demselben Ast)
- b. *Autözie* (männliche und weibliche Geschlechtsorgane befinden sich auf verschiedenen Ästen desselben Gametophyten)
- c. *Synözie* (männliche und weibliche Geschlechtsorgane sind in einem Gametangienstand vereinigt)
- d. *Heterözie* (der Gametophyt weist sowohl Parözie als auch Autözie und Synözie auf).

Der Begriff Synözie wird in der Literatur oft auch ganz allgemein im Sinne von Gemischtgeschlechtlichkeit verwendet (s. u.).

Wenn die Halskanalzellen der Moosarchegonien verschleimt sind, gelangen die Spermatozoiden aktiv, jedoch stets unter Vermittlung eines äußeren feuchten Mediums (Tau, Regen) in die Bauchteile dieser Organe. Die Spermatozoiden der Lebermoose reagieren dabei chemotaktisch auf Proteine, die der Laubmoose auf Rohrzucker. Nach der Oogamie entwickelt sich aus der Zygote ein Embryo⁷⁶, der die Archegonienwand zwar sprengt, den Gametophyten (Moospflanze) jedoch nicht verläßt, sondern — auf ihm parasitierend — zu einem relativ kleinen Sporophyten (Sy: Sporogon) wird. Die Moospflanzen besitzen also einen obligatorischen antithetischen (= heterophasischen) Generationswechsel. Die an ihm beteiligten Generationen sind heteromorph und miteinander zeitlebens sowohl organisch als auch ernährungsphysiologisch verbunden. Der Moossporophyt bildet ein Sporangium (Sy: Mooskapsel) aus, das sporogenes Gewebe (Sy: Archespor) enthält. Die aus ihm entstehenden Sporenmutterzellen (Gonotokonten) liefern durch agametocytische (= intermediäre) Meiose (Sy: Tetradenbildung, Tetradenreduktion) die Meio-Agameten. Diese sind bei den diöcischen Formen bereits verschieden sexuell differenziert (zwei männlich, zwei weiblich), während sie morphologisch im allgemeinen keine Unterschiede aufweisen (= Iso- bzw. Homosporie). Bei einigen Moosgattungen (z. B. bei *Macromitrium*) kommen jedoch Makro- und Mikrosporen vor (= Aniso- bzw. Heterosporie; die Bezeichnung Heterosporie wird oft speziell für die entsprechenden Verhältnisse der Farnpflanzen verwendet). Die Sporenaussaat erfolgt bei vielen Lebermoosen als sog. Sporenejakulation mit Hilfe von Elateren (Sy: Schleuderzellen). Aus einem Meio-Agameten geht der dem Sporophyten fast stets an Größe überlegene Gametophyt hervor. Er besteht aus einem Protonema (Sy: Vorkeim; von TROLL, 1954, mit dem Larvenstadium der Tiere verglichen) und aus der Moospflanze, die die Geschlechtsorgane und die Organe der vegetativen Vermehrung ausbildet.

Bei Lebermoosen konnten erstmalig für Pflanzen Geschlechts-Chromosomen (Sy: Allosomen, Gonosomen, Heterochromosomen) nachgewiesen werden. Es handelte sich dabei überwiegend um den XY-Typ.

Die somatogene Fortpflanzung der Moos-Gametophyten erfolgt durch Verbreitung einzelner Brutzellen bzw. Brutkörner oder ganzer Zellkomplexe (Brutkörper, Brutblätter, Brutäste, Brutknospen). Häufig werden auch abgerissene Thallusstücke regeneriert.

⁷⁶ Wegen des gemeinsamen Besitzes von Embryonen werden die Archegonpflanzen mit den Blütenpflanzen (Anthophyta) auch als Embryophyta zusammengefaßt.

4. Pteridophyta (Farnpflanzen)

Bedeutend besser als die Moospflanzen haben sich die Farnpflanzen dem Landleben angepaßt. Ihre Sporophyten besitzen echte Wurzeln⁷⁷, stabile und wohldifferenzierte Leitsysteme, Spaltöffnungen und eine Epidermis mit Kutikula. Die Farnsporophyten sind außerdem von ihren thallösen Gametophyten organisch und ernährungsphysiologisch unabhängig. Die rezenten Farnpflanzen setzen sich aus folgenden Klassen zusammen:

Psilophytinae	(Urfarne; rezent: nur die Ordnung Psilotales)
Lycopodiinae	(Bärlappgewächse)
Equisetinae	(Schachtelhalmgewächse)
Filicinae	(Farne)

Der ontogenetische Entwicklungsgang der Farnpflanzen ist ein obligatorischer antithetischer (= heterophasischer) Generationswechsel (vgl. Abb. 9, S. 42).

Der Gametophyt (Prothallium) ist ein kleiner, oft lebermoosartiger Thallus. Er hat z. B. bei den Lycopodiales die Fähigkeit zur Autotrophie verloren und lebt unterirdisch in Pilzsymbiose. Bei den Selaginellales werden die Gametophyten (besonders die männlichen) extrem stark reduziert, so daß sie sich nur noch als wenigzellige Gebilde *innerhalb* der Sporen entwickeln. Primitive Farnpflanzen (z. B. die Lycopodiales) besitzen noch monöcische (Sy: synöcische, einhäusige) Prothallien. Phylogenetisch höherstehende Formen (z. B. die Selaginellales) erzeugen dagegen diöcische (Sy: heteröcische, unisexuelle, getrenntgeschlechtliche) Gametophyten, die als Makro- (= weibliche) bzw. Mikro- (= männliche) Prothallien in Erscheinung treten. Die Geschlechtsorgane der Farnpflanzen sind Archegonien und Antheridien. Sie sind grundsätzlich wie die Geschlechtsorgane der Moospflanzen gebaut. Die Spermatozoiden sind bei den Lycopodiales und Selaginellales biziliat, bei allen übrigen Formen polyziliat. Sie reagieren chemotaktisch u. a. auf Äpfelsäure. Die Befruchtung ist eine Oogamie. Aus der Zygote entwickelt sich wie bei den Moospflanzen ohne Einschaltung einer Ruhepause ein Embryo.

Der Farnsporophyt (Sy: Farnpflanze, Hauptpflanze) ist im Gegensatz zum Gametophyten ein vieljähriger autotropher Kormus. Er weist im allgemeinen Phyllosporie auf, d. h. die Sporangien entstehen an bestimmten fertilen Blättern (den Sporophyllen), die sich von den

⁷⁷ Die Farnpflanzen werden daher mit den Spermatophyta (Samenpflanzen) auch als Rhizophyta zusammengefaßt und als solche den Thalluspflanzen (Arhizophyta) gegenübergestellt.

sterilen (d. h. assimilierenden) Blättern (den Trophophyllen) mehr oder weniger unterscheiden können. Häufig treten mehrere Sporophylle zu einem Sporophyllstand (Blüte) zusammen. Bei den isosporen Farnen (z. B. den Eusporangiaten) entstehen aus Isosporen meistens zwittrige Gametophyten. Hier liegt also Iso- bzw. Homosporie vor. Heterospore Farne (z. B. Hydropteriden, Selaginellales u. a.) entwickeln dagegen Makro- (= weibliche) Sporen in Makrosporangien und Mikro- (= männliche) Sporen in Mikrosporangien. Diese Verhältnisse werden als Heterosporie bezeichnet. Alle Farnsporen sind Meio-Agameten. Irreguläre Meiose kann allerdings zur Diplosporie (d. h. zur Entstehung diploider Sporen) und damit zur Entstehung eines diploiden Gametophyten führen. Unter Umgehung der Sporogonie kann auch ein diploider Gametophyt (Sy: apospores Prothallium) direkt aus vegetativen Sporophytenzellen entstehen (= Aposporie). Entwickelt sich ein Sporophyt ohne Befruchtung aus vegetativen Gametophyten-Zellen, so spricht man von Apogamie.

5. Spermatophyta (Samenpflanzen)

Die Samenpflanzen umfassen zwei Unterabteilungen:

- I. Gymnospermae (Nacktsamige Pflanzen) und
- II. Angiospermae (Bedecktsamige Pflanzen).

Gymnospermae und Angiospermae werden auch als Anthophyta (Blütenpflanzen) zusammengefaßt. Nach der Euanthientheorie sind die Staub- und Fruchtblätter der Angio- und Gymnospermenblüten den Mikro- und Makrosporangophyllen der heterosporen Farne homolog. Die Pseudanthientheorie homologisiert dagegen die Angiospermenblüte mit einem ganzen Gymnospermen-Blütenstand.

Die Fortpflanzung der Spermatophyten ist dem Landleben besonders gut angepaßt:

- a. Die haploide Generation ist extrem stark zurückgebildet und verbleibt dauernd innerhalb der diploiden Generation.
- b. Während Mikrosporen (Pollenkörner) verbreitet werden, verlassen Makrosporen die Mutterpflanzen überhaupt nicht mehr.
- c. Die männlichen Geschlechtszellen (bzw. -kerne) kommen mit der Außenwelt nicht mehr in Berührung. Sie sind daher (im Gegensatz zu den „amphibischen“ Moos- und Farnpflanzen) auf ihrem Wege zu den Eizellen (bzw. -kernen) in bezug auf die Mittlerrolle von Tau oder Regen unabhängig geworden.

d. Die Embryonen entwickeln sich bis zum Beginn eines Ruhestadiums auf der Mutterpflanze, wobei sie von ihren Makrosporangien und anderen Hüllen umschlossen bleiben (Samenbildung).

Die Samenpflanzen besitzen also ebenfalls einen — wenn auch gewissermaßen versteckten — Generationswechsel. Er stellt hinsichtlich des Größenverhältnisses und der ernährungsphysiologischen Beziehungen zwischen den Generationen grundsätzlich einen ausgesprochenen Gegensatz zum Generationswechsel der Moospflanzen dar: Der unscheinbare Gametophyt parasitiert auf dem morphologisch stark ausgebildeten Sporophyten. (Dies trifft — streng genommen — nur für den weiblichen Gametophyten zu und für den männlichen allenfalls bis zur Pollination. Nach der Pollenkeimung parasitiert der männliche Gametophyt dagegen im weiblichen Gametophyten.)

Der Generationswechsel der Samenpflanzen und vor allem auch die Gleichwertigkeit der entsprechenden Erscheinungen bei Farnpflanzen ist erstmalig von HOFMEISTER (1851) erkannt worden. Die zu dieser Zeit bereits gebräuchlichen Begriffe für die Biologie der Fortpflanzung von Moos-, Farn- und Samenpflanzen haben sich jedoch bis heute erhalten. Sie werden *neben* der Terminologie angewendet, wie sie sich aus der Einsicht in die tieferen Zusammenhänge seit HOFMEISTER ergeben hat. In diesem Sinne gilt für die Nomenklatur der Fortpflanzung bei Samenpflanzen folgendes:

I. *Gymnospermae*

Zu den stets verholzenden Gymnospermen rechnet man folgende Klassen, die miteinander nur z. T. engere verwandtschaftliche Beziehungen zu haben scheinen:

- a. *Pteridospermae* (fossil)
- b. *Cycadinae* (rezent)
- c. *Benettitinae* (fossil)
- d. *Cordaitinae* (fossil)
- e. *Ginkgoinae* (einziger rezenter Vertreter: *Ginkgo biloba*)
- f. *Coniferae* (rezent)
- g. *Gnetinae* (rezent)

Die Gymnospermen-Blüte ist fast ausnahmslos eingeschlechtig⁷⁸ und tritt häufig als Zapfenblüte auf. Die männliche Blüte⁷⁹ wird, wenn sie in Zapfenform vorkommt, auch Mikrostrombilus⁸⁰ genannt. Ihre

⁷⁸ Sy: eingeschlechtig, getrenntgeschlechtig, unisexuell, diclin.

⁷⁹ Sy: Mikrosporangiumstand, Mikrosporangienstand.

⁸⁰ Sy: männlicher Strobilus bzw. Zapfen.

Mikrosporophylle⁸¹ tragen die Mikrosporangien⁸² mit den Mikrosporen⁸³. Letztere sind zunächst einzellig, differenzieren sich jedoch im Verlaufe ihrer Reifung durch Zellteilungen zu mehrzelligen Organen, wobei die Sporenhaut erhalten bleibt. Der männliche Gametophyt⁸⁴ tritt in der reifenden Mikrospore vermutlich noch in Gestalt einiger sog. Prothalliumzellen auf. Jede Mikrospore enthält außerdem eine vegetative Zelle⁸⁵ und eine generative Zelle⁸⁶. Die generative Zelle teilt sich weiter in eine Stielzelle⁸⁷ (die z. B. als Überrest eines Antheridiums angesehen wird) und in eine spermatogene Zelle⁸⁸. Aus der spermatogenen Zelle gehen durch weitere Zellteilung zwei Spermazellen⁸⁹ hervor. Sie werden unter den rezenten Nacktsamern noch von Cycadeen und von *Ginkgo biloba* zu Spermatozoiden⁹⁰ mit spiralig angeordneten Zilienbändern umgebildet.

Die Makrosporophylle⁹¹ der weiblichen Blüten tragen Makrosporangien⁹², die (im Gegensatz zu den Bedecktsamern) von außen durch eine Mikropyle frei zugänglich sind und im einzelnen aus dem sog. Nucellus⁹³ und einem Integument bestehen. Aus einer Makrosporenmutterzelle⁹⁴ entstehen durch (agametocytische) Meiose vier Gonen, von denen sich jedoch nur ein Individuum als funktionelle Makrospore⁹⁵ erhält. In ihr entwickelt sich ein nährstoffreiches weibliches Prothallium⁹⁶, das bei den meisten Nacktsamern noch Archegonien mit Eizellen ausbildet.

Die Mikroprothallien gelangen — geschützt durch die Sporenhaut ihrer Mikrosporen — auf die Makrosporangien (Samenanlagen). Eine solche Samenanlage-Bestäubung⁹⁷ erfolgt im allgemeinen mit Hilfe des

⁸¹ Sy: Staubblätter, Pollenblätter, Polinophylle, Stamina.

⁸² Sy: Staubbeutel, Pollensäcke.

⁸³ Sy: Pollenkörner.

⁸⁴ Sy: männliches Prothallium.

⁸⁵ Sy: Pollenschlauchzelle, Pollenschlauchkernzelle, tube cell.

⁸⁶ Sy: Antheridiumzelle, antheridiale Zelle.

⁸⁷ Sy: sterile Schwesterzelle, Wandzelle, Dislokator, Fußzelle, stalk cell.

⁸⁸ Sy: Spermatium-Mutterzelle.

⁸⁹ Sy: Mikrogameten.

⁹⁰ Sy: Antherozoiden.

⁹¹ Sy: Carpel, Samenblätter, Ovularblätter, Fruchtblätter, Spermatophylle. Makro- u. Mikrosporophylle werden auch als Gametophylle bezeichnet.

⁹² Sy: Samenanlagen.

⁹³ Sy: (ebenfalls) Makrosporangium.

⁹⁴ Sy: Megasporeocyte, Embryosackmutterzelle.

⁹⁵ Sy: funktionelle Megaspore, Embryosackzelle, Embryosack, primärer Embryosack, Keimsack.

⁹⁶ Sy: Makroprothallium, weiblicher Gametophyt, primäres Endosperm und (ebenfalls!) Embryosack.

⁹⁷ Allgemeine Bezeichnung für Bestäubung: Pollination.

Windes⁹⁸, bei den Gnetinae aber bereits auch durch Insekten⁹⁹. Bei Cycadeen und Ginkgo biloba entwickelt sich nach der Bestäubung aus der vegetativen Zelle einer Mikrospore ein Keimschlauch, der z. B. von HUBER (1961) stammesgeschichtlich als Rhizoid gedeutet und in der Literatur auch als Haustorialschlauch bezeichnet wird. Er verankert den Mikrogametophyten im Makrogametophyten und gibt die Spermatozoen durch Aufplatzen frei. Die Befruchtung vollzieht sich daher in diesen Fällen noch als Zooidiogamie¹⁰⁰. Von den Coniferen an findet dagegen Siphonogamie¹⁰¹ statt, da die Spermazellen (bzw. -kerne) nicht mehr selbständig zu den Eizellen (bzw. -kernen) vordringen, sondern durch den aus der vegetativen Zelle auskeimenden Pollenschlauch dorthin transportiert werden.

Aus der Zygote entwickelt sich innerhalb des weiblichen Prothalliums ein Embryo, der schließlich Bestandteil des Samens wird. Bei manchen Coniferen (z. B. bei Pinus) kommt Polyembryonie vor.

II. *Angiospermae* (Bedecktsamige Pflanzen)

Zu den Bedecktsamern gehören die Klasse der Dicotyledoneae (Zweikeimblättrige) und die Klasse der Monocotyledoneae (Einkeimblättrige).

Die gemischtgeschlechtlichen Angiospermen-Sporophyten (deren Geschlechtsbestimmung nach HARTMANN, 1956, modifikatorisch in der Diplophase erfolgt) bildeten ursprünglich grundsätzlich Zwitterblüten¹⁰² aus, die sowohl den männlichen Geschlechts-Apparat (Androeceum) als auch den weiblichen (Gynoeceum) besaßen. Rückbildungsvorgänge haben jedoch dazu geführt, daß aus Zwitterblüten in manchen Fällen männliche oder weibliche Blüten geworden sind. Individuen mit solchen der Anlage nach zwittrigen Blüten werden dann, wenn die Makrosporophylle reduziert sind, Androhermaphroditen genannt; sind dagegen die Mikrosporophylle rückgebildet, so heißen sie Gynohermaphroditen. HARTMANN (1956) unterscheidet in diesem Zusammenhang folgende Geschlechts-Zustände bei Angiospermen-Sporophyten¹⁰³:

⁹⁸ Sy: „Anemogamie“, Windbestäubung, Windblütigkeit.

⁹⁹ Sy: „Entomogamie“.

¹⁰⁰ Sy: Spermienbefruchtung.

¹⁰¹ Sy: Schlauchbefruchtung.

¹⁰² Sy: monocline, gemischtgeschlechtige Blüten.

¹⁰³ Andere Autoren berücksichtigen auch noch das gelegentliche Auftreten steriler Blüten (die weder ein Androeceum noch ein Gynoeceum besitzen) und unterscheiden demzufolge z. B. den Zustand der Agamandroezie (sterile Blüten und männliche Blüten), der Agamogynomonoezie (sterile, weibliche und zwittrige Blüten), der Agamogynoezie (sterile und weibliche Blüten), der Agamomonoezie (sterile und zwittrige Blüten).

- a. zwittrige (alle Blüten zwittrig; Beispiel: Tulpe)
- b. gynomonöcische (ein Teil der Blüten weiblich, ein Teil zwittrig; Beispiel: Kamille)
- c. andromonöcische (ein Teil der Blüten männlich, ein Teil zwittrig; Beispiel: Roßkastanie)
- d. trimonöcische (dreierlei Blüten: zwittrige, weibliche, männliche)
- e. monöcische (ein Teil der Blüten männlich, ein Teil weiblich; Beispiel: Haselnuß)
- f. gynöcische (alle Blüten weiblich)
- g. andröcische (alle Blüten männlich)

Während HARTMANN mit den Bezeichnungen „gynöcisch“ und „andröcisch“ den genetischen Verhältnissen der Blütenpflanzen (d. h. also ihrer genotypischen Gemischtgeschlechtlichkeit) gerecht zu werden versucht, findet man in der botanischen Literatur für diese beiden Geschlechts-Zustände oft die ausgesprochen irreführende Bezeichnung „diöcisch“. Man will damit zwar die „Zweihäusigkeit“ (d. h. daß *getrennte* Auftreten von männlichen und weiblichen Blüten auf *verschiedenen* gemischtgeschlechtlichen Sporophyten derselben Art) ausdrücken, verwendet aber auf diese Weise den Ausdruck „diöcisch“ in einem ganz anderen Sinne als die Zoologen (und z. B. auch die Botaniker im Bereich der Thallophyten), die nämlich unter Diöcie *genetische* Getrenntgeschlechtlichkeit verstehen. Es müssen daher insgesamt folgende Geschlechts-Zustände eindeutig abgegrenzt und im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur allgemein gültig formuliert werden:

- a. Die genetische *Gemischtgeschlechtlichkeit*. Sie kann sich phänotypisch darstellen als:
 - a 1. *Zwitterigkeit* (Sy: Hermaphroditismus, Synöcie, Androgynie). Das Einzel-Individuum besitzt Zwitterorgane (Ovariotestes, Zwitterblüten).
 - a 2. *Monöcie* (Sy: Einhäusigkeit). Das Einzel-Individuum besitzt *separierte* männliche *und* weibliche Geschlechtsorgane.
 - a 3. *Phänotypische (bzw. modifikatorische) Diöcie* (Sy: Heteröcie, Zweihäusigkeit). Diese Diöcie kommt speziell bei Blütenpflanzen und heterosporen Farnen vor. Das Einzel-Individuum besitzt infolge modifikatorischer Geschlechtsbestimmung entweder männliche *oder* weibliche Geschlechtsorgane, ist also entweder „andröcisch“ oder „gynöcisch“.

b. Die genetische *Getrenntgeschlechtlichkeit* (Sy: Diöcie, Gonochorismus). Sie stellt sich phänotypisch dar als:

- b 1. *Männlichkeit*. Das Einzel-Individuum besitzt infolge genetischer Geschlechtsbestimmung männliche Geschlechtsorgane, ist also androdiöcisch.
- b 2. *Weiblichkeit*. Das Einzel-Individuum besitzt infolge genetischer Geschlechtsbestimmung weibliche Geschlechtsorgane, ist also gynodiöcisch.

Wie HARTMANN (1956) angibt (und wie aus der obigen Übersicht verständlich wird), wurden bereits von CORRENS (1913, 1928), HARTMANN (1918, 1919) und KNIEP (1928) Vorschläge gemacht, um vor allem den Begriff „gemischtgeschlechtlich“ eindeutig zu formulieren und *allgemein* (d. h. also für Tiere und Pflanzen) anwendbar zu machen. Die von BLAKESLEE 1904 vorgeschlagenen Bezeichnungen „homophytisch“ für gemischtgeschlechtlich in der Diplophase und „homothallisch“ für gemischtgeschlechtlich in der Haplophase waren für eine allgemeine Anwendung ungeeignet. CORRENS schlug daher die Bezeichnungen „synöcisch“ und „autöcisch“ vor. (Der Ausdruck Synöcie existierte allerdings bereits und kennzeichnete jene Verhältnisse bei Moospflanzen, wo männliche und weibliche Geschlechtsorgane in einem Gametangienstand vereinigt sind, s.o.) HARTMANN präziserte diese Vorschläge unter Berücksichtigung der Kernwert-Verhältnisse folgendermaßen: diploautöcisch (bzw. diplosynöcisch) für gemischtgeschlechtlich in der Diplophase und haploautöcisch (bzw. haplosynöcisch) für gemischtgeschlechtlich in der Haplophase. In analoger Weise ergaben sich für die Getrenntgeschlechtlichkeit (Diöcie) die Bezeichnungen diplodiöcisch für getrenntgeschlechtlich in der Diplophase und haplodiöcisch für getrenntgeschlechtlich in der Haplophase, die im Hinblick auf eine allgemein anwendbare Nomenklatur glücklicher waren als die in diesem Zusammenhang von BLAKESLEE vorgeschlagenen Bezeichnungen heterothallisch und heterophytisch. Zur begrifflichen Abgrenzung eines bestimmten Geschlechtszustandes stehen demnach folgende allgemein anwendbare Bezeichnungen zur Verfügung:

a. *Autöcie* (= Gemischtgeschlechtlichkeit)

Der Begriff umfaßt hermaphroditische (synöcische), monöcische und phänotypisch (=modifikatorisch) diöcische Zustände. Einer näheren Differenzierung hinsichtlich der Kernwert-Verhältnisse dienen die Bezeichnungen:

haploautöcisch (= gemischtgeschlechtlich in der Haplophase),
diploautöcisch (= gemischtgeschlechtlich in der Diplophase).

b. *Diöcie* (= Getrenntgeschlechtlichkeit)

Der Begriff umfaßt genetisch männliche und weibliche Zustände. Einer näheren Differenzierung dienen die Bezeichnungen:

haplodiöcisch (= getrenntgeschlechtlich in der Haplophase),

diploidiöcisch (= getrenntgeschlechtlich in der Diplophase).

Die Samenanlagen (Makrosporangien) der Angiospermen besitzen im Gegensatz zu den Gymnospermen häufig zwei Integumente und sind außerdem nicht mehr frei zugänglich, sondern befinden sich im Innern eines Gehäuses¹⁰⁴, das aus einem oder mehreren Makrosporophyllen¹⁰⁵ gebildet wird. Sämtliche Makrosporophylle einer Blüte (einschließlich der Samenanlagen) werden auch als Gynoeceum¹⁰⁶ bezeichnet. Stempel¹⁰⁷ nennt man ein Gynoeceum, das außer einem Fruchtknoten und einer Narbe¹⁰⁸ noch einen Griffel besitzt. Die einzelne Samenanlage entspringt mit einem Stiel (Funiculus) einem bestimmten Bereich der Fruchtknotenwand, der sog. Plazenta. Diese kann z. B. an der Fläche oder am Rande eines Makrosporophylls ausgebildet sein, und man unterscheidet danach eine laminale oder marginale Plazentation. Mitunter entspringen die Samenanlagen auch einer axialen Säule (Columella) oder direkt der Blütenachse (zentrale Plazentation). Bei der Bestäubung (Pollination) gelangen die Mikrosporen der Angiospermen daher nicht mehr direkt zu den Makrosporangien, sondern nur bis zu den Narben der Fruchtknoten. Im Nucellus, der häufig auch als Makrosporangium bezeichnet wird, entstehen in der Regel aus einer Makrosporenmutterzelle¹⁰⁹ durch (agametocytische) Meiose vier haploide Zellen. Von ihnen erhält sich aber nur eine als funktionelle Makrospore¹¹⁰. Sie entwickelt sich auf folgendem Wege zu einem wenigzelligen weiblichen Prothallium¹¹¹, das keine Archegonien mehr ausbildet: Der haploide Makrosporenkern¹¹² erzeugt durch Mitosen acht ebenfalls haploide Kerne. Von ihnen wandern drei Kerne zu jenem Pol der Makrospore, der der Basis (Chalaza) des Makrosporangiums zugekehrt ist (Chalazal-Pol), und umgeben sich dort einzeln mit Plasma und mit einer Membran. Sie werden auf diese Weise zu den

¹⁰⁴ Sy: Fruchtknoten, Ovarium, Germen, Karpell- bzw. Pistill-Gehäuse.

¹⁰⁵ Sy: Karpelle, Karpiden, Fruchtblätter, Megasporophylle.

¹⁰⁶ Sy: Gynäzeum, Gynoecium.

¹⁰⁷ Sy: Pistill.

¹⁰⁸ Sy: Stigma.

¹⁰⁹ Sy: Embryosackmutterzelle, Megasporenmutterzelle.

¹¹⁰ Sy: Embryosack, Keimsack, Megaspore, primäre Embryosackzelle.

¹¹¹ Sy: weiblicher Gametophyt, Makroprothallium, ebenfalls: Embryosack.

¹¹² Sy: primärer Embryosackkern.

sog. Antipoden¹¹³, denen ernährungsphysiologische Aufgaben zukommen sollen. Drei weitere Kerne versammeln sich an dem der Mikropyle zugewandten Pol (Mikropylar-Pol) der Makrospore und bilden, nachdem sie sich ebenfalls zu Zellen komplettiert haben, den sog. Eiapparat. Er besteht aus einer Eizelle und zwei Synergiden¹¹⁴. Die restlichen beiden Kerne verschmelzen im Zentrum der Makrospore zum diploiden sekundären Embryosackkern, der meistens zellwandlos bleibt.

Sämtliche Mikrosporophylle¹¹⁵ einer Angiospermen-Blüte stellen das Androeceum dar. Das einzelne Mikrosporophyll trägt an einem Filament die Anthere (Staubgefäß) mit vier Mikrosporangien¹¹⁶. Aus jeder der Mikrosporenmutterzellen¹¹⁷ gehen durch (agametocytische) Meiose vier haploide Mikrosporen¹¹⁸ hervor. Da die reifen (d. h. mit ausgebildeten Mikroprothallien versehenen) Mikrosporen in unterschiedlicher Weise zu den Fruchtknoten-Narben gelangen, unterscheidet man verschiedene Bestäubungsformen, die auf S. 28 erwähnt wurden. Die männlichen Prothallien der Angiospermen sind weiter rückgebildet worden. In den Mikrosporen kommt es nicht mehr zur Abgliederung von Prothalliumzellen wie bei Gymnospermen. Der auskeimende Pollenschlauch enthält nur noch eine vegetative Zelle¹¹⁹ und in diese eingebettet zwei Spermazellen¹²⁰, deren Kerne oft gewunden sind. Die Spermazellen entstehen direkt aus der antheridialen Zelle¹²¹. Der plasmatische Anteil der Spermazellen ist oft so gering, daß man sie auch als Spermakerne¹²² bezeichnet. Von der Narbe aus dringen die Pollenschläuche in vielfach artspezifischer Weise zu den Makrosporangien vor. Man spricht von „Porogamie“, wenn ein Pollenschlauch auf direktem Wege) d.h. den Fruchtknoteninnenraum überwindend) zum Makrosporangium gelangt bzw. von „Aporogamie“, wenn er im Gewebe weiterwächst und z.B. von der Chalaza aus in ein Makrosporangium eindringt („Chalazogamie“). In der Nähe des Eiapparates öffnet sich der Pollenschlauch (Pollenschlauchbefruchtung = „Siphonogamie“), was möglicherweise im Zusammenhang mit einer von den Synergiden

113 Sy: Gegenfüßlerzellen.

114 Sy: Gehilfinnen.

115 Sy: Staubblätter, Stamina.

116 Sy: Pollensäcke, Staubbeutel.

117 Sy: Pollenmutterzellen.

118 Sy: Pollenkörner.

119 Sy: vegetative Mutterzelle.

120 Sy: Spermien, Mikrogameten.

121 Sy: generative Mutterzelle, Spermamutterzelle, spermatogene Zelle.

122 Sy: generative Kerne, Spermienkerne, männliche Gameten, Antherozoiden.

ausgehenden Fermentwirkung geschieht. Die beiden vermutlich amöboid beweglichen Spermakerne vollziehen eine Doppelbefruchtung. Der eine verschmilzt hierbei mit dem Eikern zu einer Zygote (= „generative Befruchtung“), der andere kopuliert mit dem diploiden sekundären Embryosackkern¹²³ und bildet den triploiden Endospermkern (= „vegetative Befruchtung“). Aus der Zygote entsteht über einen Proembryo (Vorkeim) ein Embryo (Keimling). Der triploide Endospermkern tritt ebenfalls in eine Teilungs-Phase ein, die in unterschiedlicher Weise zur Ausbildung eines mehr oder weniger zellreichen Nährgewebes (Endosperm) führt. Die Integumente der Samenanlagen werden nach der Doppelbefruchtung zur Samenschale (Testa); der Fruchtknoten und oft auch andere Teile der Blüte bilden sich zur Frucht um.

Die Embryonen können auf verschiedene Weise auch ohne Befruchtung (apomiktisch) entstehen. In diesen bei Angiospermen gar nicht so seltenen Fällen nimmt die Embryogenese häufig ihren Ausgang von diploiden Zellen. Dies können z. B. Eizellen sein, die infolge einer irregulären Meiose¹²⁴ diploid geblieben sind. In anderen Fällen können auch beliebige vegetative Zellen des Makrosporangiums entwicklungsfähig werden und zur sog. Adventivembryonie führen.

Während im allgemeinen die Samen noch vor ihrer Keimung von den Mutterpflanzen getrennt werden, kommt es z. B. bei Mangroven zur Viviparie, indem sich erst die ausgekeimten Jungpflanzen vom mütterlichen Vegetationskörper lösen.

B. Tiere

Das Fortpflanzungsgeschehen der Tiere erscheint übersichtlicher als das der Pflanzen und die entsprechende Nomenklatur weniger kompliziert. Die Befruchtung ist im Tierreich in den meisten Fällen eine Oogamie. Begeißelte Androgameten kommen (im Gegensatz zum Pflanzenreich) auch bei den höchstentwickelten Formen vor. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung spielt — insgesamt gesehen — eine geringe Rolle. Die Beschreibung der Fortpflanzungs-Verhältnisse beschränkt sich daher im folgenden auf die Erwähnung nur einiger für die einzelnen Gruppen bemerkenswerter Erscheinungen, die z. T. terminologische Bedeutung haben. Im Hinblick auf die Systematik wurde im wesentlichen der Einteilung in Kreise nach WURMBACH (1962) gefolgt. Abweichungen hiervon ergaben sich insofern, als Protozoen im Zusammenhang und Nesseltiere mit Rippenquallen gemeinsam als Unterab-

¹²³ Sy: diploider Endospermkern.

¹²⁴ Sy: Apomeiosis, Ameiose.

teilung Coelenterata beschrieben wurden. Insgesamt wurden folgende Gruppen berücksichtigt:

- | | |
|-------------------|--------------------|
| 1. Protozoa | (Einzellige Tiere) |
| 2. Porifera | (Schwämme) |
| 3. Coelenterata | (Hohltiere) |
| 4. Plathelminthes | (Plattwürmer) |
| 5. Asc-helminthes | (Rundwürmer) |
| 6. Annelida | (Ringelwürmer) |
| 7. Arthropoda | (Gliederfüßer) |
| 8. Mollusca | (Weichtiere) |
| 9. Echinodermata | (Stachelhäuter) |
| 10. Chordata | (Chordatiere) |

1. Protozoa

Die meisten Protozoen vermehren sich ungeschlechtlich in Form der Zweiteilung (vgl. Abb. 1, S. 38). Hierbei kommt es bei formkonstanten Tieren zur Querteilung (Ciliaten) oder Längsteilung (Zoomastigota), während sich Amöben scheinbar richtungslos teilen. Bei parasitischen Ciliaten (Suctorien) wird Knospung beobachtet. Die Zerschnürung des Plasmas in mehrere Stücke kommt bei Heliozoen vor und wird Plasmatomie genannt. Sporogonie und Schizogonie (Vielfachteilung) sind agame Fortpflanzungs-Arten der Sporozoen. Während bei der Zweiteilung das Mutter-Individuum restlos in den Tochter-Individuen aufgeht, kann es bereits bei der Vielfachteilung zum sog. Partialtod (HARMS) kommen, indem ein Restkörper des mütterlichen Plasmas abstirbt.

Manche Protozoen, z. B. *Paramaecium aurelia* (Ciliat), und *Ichthyosporidium giganteum* (Sporozoon) weisen Autogamie auf, wobei innerhalb desselben Zell-Individuums Karyogamie stattfindet. Hologame Isogamie kommt z. B. bei *Amoeba diploidea* vor. Die Befruchtung von *Actinophrys sol* (Heliozoe) wird als Paedogamie¹²⁵ bezeichnet, da Schwesternzellen innerhalb einer Mutterzyste¹²⁶ miteinander kopulieren. Unter geeigneten Kulturbedingungen ist es aber auch möglich, *Actinophrys sol* jahrelang ausschließlich agam fortzupflanzen. Mero game Iso-, Aniso- und Oogamie treten bei Sporozoen auf. Foraminiferen haben einen vermutlich heterophasischen Generationswechsel. Fakultative Parthenogenese ist bei Ciliaten festgestellt worden.

¹²⁵ Sy: paedogame Hologamie bzw. Kopulation bzw. Befruchtung.

¹²⁶ Sy: Gamont, Gametangium.

Über die Konjugation der Ciliaten vergleiche die Ausführungen auf Seite 36.

2. Porifera

Der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme dient häufig die Knospung. Vornehmlich Süßwasserschwämme vermögen jedoch auch spezifische Fortpflanzungskörper¹²⁷ im Körperinnern auszubilden (innere Knospung).

Die Mehrzahl der Schwämme ist getrenntgeschlechtlich. Die Bildung von Ei- und Samenzellen erfolgt diffus aus totipotentem Zellmaterial (Archaeozyten). Die Eizellen sind durch den Besitz von Pseudopodien aktiv beweglich, so daß man ihre Kopulation mit den begeißelten Androgameten auch als Zooidiogie bezeichnen kann.

3. Coelenterata

Die Ontogenese vieler Hohltiere ist durch einen Generationswechsel in Form der Metagenese gekennzeichnet. Hierbei stellen die frei schwimmenden Medusen (Quallen) die gametenbildende Generation dar. Sie sind meistens getrenntgeschlechtlich und erzeugen Eier oder Samenzellen in lokalisierten Gonaden. Besondere Gonodukte sind jedoch nicht vorhanden. Nach der Oogamie entstehen z. B. bei den Nesseltieren (Cnidaria) zunächst die für sie charakteristischen Flimmerlarven (Planulae), die sich zu sessilen Polypen weiterentwickeln. Die Polypengeneration liefert im allgemeinen durch Knospung¹²⁸ neue Polypen oder Medusen. Bei stockbildenden Formen (z. B. bei vielen Hydrozoen) sind die Medusen oft infolge Arbeitsteilung zu gonadenhaltigen Knospen, den sog. Gonophoren¹²⁹, rückgebildet worden. Unter Hydroidpolypen werden mitunter mehrere Gonophoren von einer Peridermkapsel¹³⁰ eingeschlossen. Bei Hydren kann dasselbe Individuum sowohl Knospen als auch Gonaden ausbilden, so daß ein sogenannter Fortpflanzungswechsel¹³¹ möglich wird.

4. Plathelminthes

Die Plattwürmer sind überwiegend Zwitter mit kompliziert gebautem Genitalsystem. Gonodukte sind vorhanden. In der Regel erfolgt Selbstbefruchtung.

¹²⁷ Sy: Winterkeime, Gemmulae, Keimkörner, Überwinterungsknospen, innere Brutkapseln, Dauerkeime.

¹²⁸ Die terminale Knospung der Skyphopolypen wird als Strobilation bezeichnet.

¹²⁹ Sy: sessile Gonophoren, Sporophoren, sessile Medusoide.

¹³⁰ Sy: Gonothea, Gonangium.

¹³¹ Sy: Variozyklus, Individualzyklus mit doppelter Prägung (HARMS).

Die Ontogenese der Saugwürmer (Trematoden) verläuft oft in Form eines mit Wirtswechsel verbundenen Generationswechsels. Hierbei handelt es sich im Falle der Leberegel um Heterogonie¹³², bei der eine sich zweigeschlechtlich fortpflanzende Generation (Egel) mit zwei sich eingeschlechtlich (parthenogenetisch) fortpflanzenden Generationen (Redien und Cercarien) in gesetzmäßigem Wechsel steht. Redien und Cercarien sind geschlechtsreife Larven¹³³. Ihre Fortpflanzung wird daher auch als „Kinderzeugung“¹³⁴ bezeichnet.

Manche Bandwürmer (Cestodes) weisen Metagenese auf. So ist z. B. im Entwicklungskreis des Hundebandwurmes (*Taenia echinococcus*) zwischen die Geschlechts-Generationen (Taenien) jeweils eine sich durch Knospung vermehrende Generation (*Echinococcus*) eingeschaltet.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung außerhalb eines Generationswechsels findet sich bei Plattwürmern nur selten. Sie wird z. B. bei einigen niederen Strudelwürmern (Turbellarien) als Querteilung beobachtet.

5. Asc-helminthes

a. *Nematoda* (Fadenwürmer)

Die Fadenwürmer sind getrenntgeschlechtliche, somatisch zellkonstante Tiere mit einer direkten (d. h. ohne ein larvales Zwischenstadium verlaufenden) ontogenetischen Entwicklung, die entsprechend starr ist und daher auch als Homöozyklus (HARMS) bezeichnet wird. Zwischen männlichen und weiblichen Individuen besteht meistens ein Geschlechts-Dimorphismus. Viele Männchen besitzen paarige Hilfsorgane (Spicula) für die Begattung. Die Nematoden-Spermien sind amöboid beweglich. Die Befruchtung der Eier erfolgt intrauterin. Es sind jedoch nur wenige Arten (wie z. B. die Trichine) vivipar. Bei einigen Erdnematoden ist physiologische Merospermie beobachtet worden, eine Befruchtung, bei der der Spermakern nur entwicklungsanregend wirkt, danach jedoch aus der Eizelle eliminiert wird.

b. *Rotatoria* (Rädertiere)

Manche Rädertiere (Bdelloidea) pflanzen sich ausschließlich parthenogenetisch fort. Für die meisten anderen ist Heterogonie kennzeichnend. Hierbei entwickeln sich in der Regel mehrere Genera-

¹³² Sy: zyklische Parthenogenese.

¹³³ Das Auftreten einer geschlechtlichen Reife bei Larven wird als Neotenie bezeichnet.

¹³⁴ Sy: Larvenzeugung, Pädogamie, Progenese.

tionen von Weibchen (Parthenoweibchen)¹³⁵ parthenogenetisch aus diploiden Eiern, den sog. Sommeriern¹³⁶. Erst am Ende einer solchen Fortpflanzungsperiode fungieren die Parthenoweibchen als „Sexuparen-Generation“, indem sie kleine Männcheneier und große Weibcheneier erzeugen, aus denen parthenogenetisch eine Generation von männlichen und weiblichen Sexualtieren hervorgeht. Die Sexualweibchen¹³⁷ sind befruchtungsbedürftig. Ihre normal reduzierten Eier¹³⁸ können nach der Befruchtung als sog. Winter Eier¹³⁹ ungünstige Witterungsperioden überdauern. Aus ihnen gehen zu gegebener Zeit Weibchen hervor, die den Anstoß zu einer neuen Folge von parthenoblasten Generationen geben.

6. Annelida

a. *Polychaeta* (Borstenwürmer)

Ungeschlechtliche Fortpflanzung findet sich bei manchen Arten (z. B. bei *Stylaria lacustris*) in Form von Teilung mit anschließender Regeneration. Bei *Ctenodrilus monostylos* ist dies die alleinige Fortpflanzungsart und zugleich ein Beweis dafür, daß auch das Soma (= sterbliche Seitenkette n. HARMS) unter gewissen Bedingungen potentiell unsterblich sein kann (WURMBACH, 1957, sinngemäß).

Die geschlechtliche Fortpflanzung steht bei manchen Borstenwürmern in gesetzmäßigem Wechsel mit Knospung (Metagenese). Der ontogenetische Entwicklungsgang führt außerdem über eine larvale Metamorphose.

b. *Clitellata* (Gürtelwürmer)

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung verläuft im Prinzip wie bei den Borstenwürmern. Im Gegensatz zu diesen sind die Gürtelwürmer jedoch Zwitter. Ihre Begattung erfolgt wechselseitig (Wechselbefruchtung). Die befruchteten Eier werden in Kokons abgesetzt und entwickeln sich direkt.

c. *Echiuroidea* (Quappenwürmer)

Unter den Quappenwürmern ist *Bonellia viridis* ein charakteristisches Beispiel für phänotypische (= modifikatorische) Geschlechtsbestimmung. Die im Verlaufe der Ontogenese auftretenden geschlechtlich indifferenten Larven werden, wenn sie sich am Rüssel

¹³⁵ Sy: Jungfernweibchen, Virgines, Parthenoform.

¹³⁶ Sy: miktische Eier, Subitaneier.

¹³⁷ Sy: Sexuales, Sexualform, miktische Weibchen.

¹³⁸ Sy: miktische Eier.

¹³⁹ Sy: Dauereier.

eines Weibchens festsetzen, männlich determiniert, fußen sie dagegen auf irgendeinem anderen Substrat, so werden sie selbst zu Weibchen. Durch vorzeitiges Loslösen der am weiblichen Rüssel haftenden Larven können Intersexe erzielt werden.

7. Arthropoda

Fast alle Gliederfüßer sind getrenntgeschlechtlich. Ein Geschlechts-Dimorphismus kommt besonders bei Insekten vor. Die Ontogenese vieler Gliederfüßer verläuft über larvale Zwischenstufen (Metamorphose, Metabolie). Bei Blattläusen tritt Heterogonie auf. Unter Krebsen und Insekten kommt Parthenogenese vor. Einige Schlupfwespen übertragen bei der Begattung Spermienbüschel (Spermiozeugmen).¹⁴⁰ Als Hilfsorgane der Begattung kommen bei Insekten bewegliche Klammerorgane (Gonopoden)¹⁴¹ vor. Der Flußkrebis überträgt Samenkapseln (Spermatophoren) mit Hilfe sog. Kopulationsfüße. Die Männchen der Webspinnen (Araneae) benutzen hierzu ihre Pedipalpen. Da fast alle Insekten mit einem Receptaculum seminis¹⁴² ausgestattet sind, ist die Befruchtung der Eier auch ohne einen bestimmten zeitlichen Zusammenhang zwischen Kopulation und Ovarienreife gewährleistet. Bei verschiedenen Insekten tritt Polyspermie auf. Nach der Befruchtung bleiben die Chromosomen der Hüpferlinge (Copepoden) noch während einiger Furchungsteilungen getrennt (= Gonomerie). Bei manchen Schlupfwespen kommt es zum Zerfall bestimmter Furchungsstadien in mehrere Keime (Polyembryonie). Oviparie (d. h. das Absetzen befruchteter Eier vor Beginn der Embryonalentwicklung) ist bei Insekten weit verbreitet. Einige Spinnentiere (Skorpione) sind vivipar. Zahlreiche Insekten (z. B. Bettwanzen und manche Fliegenarten) sind larvipar, die Tsetse-Fliege z. B. ist dagegen pupipar.

Die Insekten sind häufig als Studienobjekte für verschiedene Erscheinungen des Gynandromorphismus¹⁴³ benutzt worden. Es fanden sich bilaterale Gynandromorphe¹⁴⁴ besonders bei Schmetterlingen, transversale und frontale Gynandromorphe bei Bienen. Im Gegensatz zu den Vertebraten wird beim Insekt die Ausbildung der sekundären Geschlechts-Merkmale nicht durch Sexual-Hormone „kontrolliert“, sondern bereits mit der Befruchtung festgelegt. Man spricht daher bei In-

¹⁴⁰ Sy: Spermiodesmen.

¹⁴¹ Sy: Harpogone, Parameren.

¹⁴² Sy: Spermatheca.

¹⁴³ Sy: sexuelles Mosaik.

¹⁴⁴ Sy: Halbseitenzwitter.

sekten auch von einer „innerzelligen Geschlechts-Bestimmung“ (im Gegensatz zur „zwischenzelligen Geschlechts-Bestimmung“ der Vertebraten).

Die in Staaten lebenden Insekten, z. B. die Bienen, stellen sog. polyvalente Lebensläufe (HARMS) dar, wobei die einzelnen Individuen miteinander zu einer höheren Einheit („dem Bien“) psychisch verknüpft sind. Die Arbeiterinnen eines Bienen-Staates repräsentieren dabei vergleichsweise das Soma (WURMBACH 1957).

8. Mollusca

Die Weichtiere pflanzen sich ausschließlich geschlechtlich fort. Neben getrenntgeschlechtlichen Formen kommen Zwitter vor. Die Spermatozoen und Eizellen der zwitterigen Schnecken (Opisthobranchia und Pulmonata) werden in einem unpaaren Organ, der Zwitterdrüse¹⁴⁵, gebildet. Bei *Patella vulgata* kommt Selbstbefruchtung innerhalb der Zwitterdrüse vor, während im allgemeinen Wechselbefruchtung zwischen zwei zwitterigen Art-Individuen üblich ist. Protandrie¹⁴⁶ findet sich bei Lungenschnecken (Pulmonata). Das Sperma der Prosobranchier (Vorderkiemer) enthält z. T. atypische Spermatozoen. Ihre funktionelle Bedeutung wird u. a. in einer Motilitätssteigerung gesehen, die sie auf die Normo-Spermien ausüben sollen. Verschiedene Mollusken machen eine larvale Metamorphose durch (Veliger-Larve). Männliche Tintenfische (Cephalopoden) übertragen Samenkapseln (Spermatophoren) mit Hilfe sog. hectocotylisierter Arme, die bei manchen Arten (Argonauta) sogar abbrechen und in der Mantelhöhle des Weibchens verbleiben.

9. Echinodermata

Die Mehrzahl der Stachelhäuter ist getrenntgeschlechtlich. Die Befruchtung ihrer Eizellen findet im Wasser statt. Die ontogenetische Entwicklung führt über ein Larven-Stadium (Metamorphose). Die meisten Stachelhäuter sind „Regulationstiere“ und besitzen ein entsprechend ausgeprägtes Regenerationsvermögen. Als ungeschlechtliche Fortpflanzung kommt Autotomie vor.

10. Chordata

Die Chordaten sind mit wenigen Ausnahmen getrenntgeschlechtlich. Ihr Genitalsystem steht in enger anatomischer Beziehung zum Exkretionssystem.

¹⁴⁵ Sy: Ovotestis, Ovariotestis, Zwittergonade.

¹⁴⁶ Sy: Proterandrie, Metagynie, Vormännlichkeit, Erstmännlichkeit.

Salpen (Tunicata) haben einen Generationswechsel. Hierbei handelt es sich um Metagenese, da die zwitterigen Geschlechtsstiere regelmäßig vom Knospungszapfen (*Stolo prolifer*) einer sog. Amme (= vegetative Generation) abgegliedert werden. Dieser Vorgang wird allgemein Knospung oder Stolonisation genannt. Die Geschlechts-Generation (Zwitter) weist Protogynie¹⁴⁷ auf, so daß Selbstbefruchtungen ausgeschlossen werden. Die Erscheinung der zeitlich getrennten Aufeinanderfolge des weiblichen und männlichen Reife-Zustandes bei ein und demselben Individuum wird ganz allgemein als konsekutive Monöcie bezeichnet. Im Falle der Salpen spricht man auch von protogynen Monöcie. Die Ontogenese verschiedener Salpen schließt larvale Metamorphose ein.

Bei manchen Fischen fungieren Bauchflossenfortsätze (*Mixopterygien*, *Pterygopodien*) oder Analflossen (*Gonopodien*) als sekundäre Kopulationsorgane. Zahlreiche Haie und manche Knochenfische sind vivipar.

Unter Amphibien nehmen weibliche Salamander und Molche *Spermatophoren* aktiv auf. *Amblystoma mexicanum* (Axolotl) ist durch Neotenie und Pädogenese¹⁴⁸ ausgezeichnet. Viviparie findet sich bei Salamandern. Bei den sog. undifferenzierten Rassen der Anuren (Frösche und Kröten) wird die eigenartige Erscheinung der Subdiöcie¹⁴⁹ beobachtet. Hierunter versteht man die zeitweilige oder dauernde Ausbildung des anderen Geschlechts bei genetisch getrenntgeschlechtlichen Individuen. So bilden z. B. genetisch männliche Frösche (*Subandrocisten*) zunächst das weibliche Geschlecht aus, durchlaufen in ihrer Jugend als sog. Juvenilhermaphroditen einen zwitterigen Zustand (*protogynen Hermaphroditismus*), um schließlich ihr Leben als Männchen fortzusetzen und zu beenden. Genetisch weibliche Frösche (*Subgynöcisten*, *Umwandlungsweibchen*) unterliegen dem Umschlag erst am Ende ihres Lebens (*Adulthermaphroditen*). Die indifferenten Rassen der ebenfalls genetisch getrenntgeschlechtlichen Kröten weisen eine noch stärkere zwitterige Tendenz auf als die Frösche. Krötenmännchen besitzen zeitlebens das sog. Biddersche Organ (ein indifferentes Ovar). Im Gegensatz zu den Fröschen sind die *Adulthermaphroditen* der Kröten genetische Männchen, deren Zwitterzustand außerdem konstant bleibt.

Die ontogenetische Entwicklung der Reptilien erfolgt direkt. Alle Arten besitzen echte Kopulationsorgane. Eine Begattung findet regel-

¹⁴⁷ Sy: Vorweiblichkeit, Metandrie, Proterogynie, Erstweiblichkeit.

¹⁴⁸ Sy: Progenese.

¹⁴⁹ transitorische Intersexualität (GOLDSCHMIDT).

mäßig statt. Reptilien sind ovipar (es werden befruchtete Eier abgelegt) oder — wie z. B. die Kreuzotter — ovovivipar (es werden schlupf reife Eier abgelegt).

Unter Haien, Reptilien, Amphibien und Vögeln kommt Polyspermie vor. Bei Gürteltieren (*Tatusia*) tritt regelmäßig Polyembryonie auf (s. Fußnote S. 10).

LITERATUR

- ALTMAN, P. L., & DITTMER, D. S. (1962): Growth including reproduction and morphological development. Federation of American Societies for Experimental Biology, Washington.
- AREY, L. B. (1960): Developmental anatomy. Saunders, Philadelphia and London.
- BOLD, H. C. (1957): Morphology of plants. Harper, New York.
- BOVERI, TH. (1902), zitiert n. HAECKER, V. (1912): Befruchtung. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Bd. 1, S. 888, Fischer, Jena.
- (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Fischer, Jena.
- BOWER, F. O. (1913): Fortpflanzung der Gewächse (Archegoniaten). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 186, Fischer, Jena.
- BRAUN, A., zitiert n. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begr. von E. STRASBURGER. 28. Aufl. Fischer, Stuttgart 1962.
- CORRENS, C. (1916): Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Zbl., 36, 12.
- CREW, F. A. (1927): The genetics of sexuality in animals. Cambridge.
- DANTSCHAKOFF, V. (1941): Der Aufbau des Geschlechts beim höheren Wirbeltier. Fischer, Jena.
- DOGIEL, V. (1925): Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien. Arch. Protistenk., 50, 283.
- ENGLER, A. (1954): Syllabus der Pflanzen-Familien. 12. Aufl. Bd. 1, Borntraeger, Berlin.
- ERNST, A. (1913): Fortpflanzung der Gewächse (Samenpflanzen). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 227. Fischer, Jena.
- ERNST-SCHWARZENBACH, M. (1939): Zur Kenntnis des sexuellen Dimorphismus der Laubmoose. Arch. Julius Klaus-Stift., 14, 361.
- FISCHER, E. (1913): Fortpflanzung der Gewächse (Pilze). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 178. Fischer, Jena.
- FOLLMANN, G. (1960): Flechten. Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- FOTT, B. (1959): Algenkunde. Fischer, Jena.
- GÄUMANN, E. (1926): Vergleichende Morphologie der Pilze. Fischer, Jena.
- (1949): Die Pilze. Birkhäuser, Basel.

- GEITLER, L. (1960): Schizophyzeen. 2. Aufl. Borntraeger, Berlin.
- GOLDSCHMIDT, R. (1920): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Borntraeger, Berlin.
- (1929): Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Biol. Zbl., 49, 641.
- (1931): Die sexuellen Zwischenstufen. Springer, Berlin. (Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, 23.)
- GURWITSCH, A. (1926): Das Problem der Zellteilung, physiologisch betrachtet. Springer, Berlin.
- GUTTENBERG, H. (1952): Lehrbuch der Allgemeinen Botanik. 3. Aufl. Akademie-Verlag, Berlin.
- HAECKER, V. (1912): Befruchtung. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 1, S. 888, Fischer, Jena.
- HÄMMERLING, J. (1932): Zur Frage des natürlichen Todes, besonders der vielzelligen Tiere. Naturwiss. 20, 97.
- (1937): Fortpflanzung und Sexualität. Fortschr. Zool., 2, 469.
- (1938): Fortpflanzung und Sexualität. Fortschr. Zool., 4, 500.
- (1951): Fortpflanzung im Tier- und Pflanzenreich. 2. Aufl., de Gruyter, Berlin (Samml. Götschen. 1138).
- HARMS, J. (1924): Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens. Deutsche Verl.-Ges. f. Politik u. Geschichte, Berlin.
- (1954): Zoobiologie. 3. Aufl., Fischer, Jena.
- (1955): Die Fortpflanzung der Tiere. In: Handbuch d. Biologie, Bd. 3, H. 1/2, Athenaion, Konstanz.
- HARTMANN, M. (1904): Die Fortpflanzung der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biol. Zbl., 24, 18.
- (1909): Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistenk. 14, 264.
- (1918): Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (Chlamydomonas, Phycomyces, Honigbiene). Z. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.lehre, 20, 1.
- (1930): Die Sexualität der Protisten und Thallophyten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitätstheorie. Z. f. induct. Abstamm.- u. Vererb.lehre, 54, 76.
- (1931): Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Befruchtungstheorie. Naturwiss., 19, 8.
- (1951): Geschlecht und Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. 2. Aufl. de Gruyter, Berlin (Sammlung Götschen, 1127).
- (1953): Allgemeine Biologie. 4. Aufl. Fischer, Stuttgart.
- (1955): Sexualitätsprobleme bei Algen, Pilzen und Protozoen. Biol. Zbl., 74, 311.
- (1956): Die Sexualität. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart.
- & HÄMMERLING, J. (1948): Fortpflanzung und Sexualität. Naturforschung u. Medizin i. Deutschl. 1939—1946, 53, Biologie Teil 2.

- HAUENSCHILD, C., & WIESE, L. (1956): Fortpflanzung, Befruchtung und Sexualität. Fortschr. Zool., 10, 391.
- HEILBRONN, A., & KOSSWIG, C. (1961): Principia Genetica. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- HEMLEBEN, H. (1922): Über den Kopulationsakt und die Geschlechtsverhältnisse der Zygnemales. Bot. Arch., 2, 249.
- HENDERSON, J. F. (1953): A dictionary of scientific terms. 5 ed. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- HEUMANN, W. (1956): Der Sexualcyclus sternbildender Bakterien. Arch. Mikrobiol., 24, 362.
- HILLMANN, J. und GRUMMANN, V.: Flechten. Borntraeger, Berlin 1957 (Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. 8.).
- HUBER, B. (1961): Grundzüge der Pflanzen-Anatomie. Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- JOLLOS, V. (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zbl., 36, 497.
- KAPPERT, H. (1953): Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Züchtung. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- KLEBS, G. (1913): Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 276. Fischer, Jena.
- KLOTTER, H.-E. (1957): Grünalgen. Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanzen. Fischer, Jena.
- KNOLL, F. (1959/60): Fortpflanzung und Vermehrung der Gewächse. In: Handbuch d. Biologie, Bd. 3, H. 9/10 u. 11/12, Athenaion, Konstanz.
- KORSCHOLT, E. (1913): Fortpflanzung der Tiere. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 296. Fischer, Jena.
- (1924): Lebensdauer, Altern und Tod. 3. Aufl. Fischer, Jena.
- und HEIDER, K. (1936): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Bd. 1 u. 2, Fischer, Jena.
- KÜHN, A. (1955): Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer, Berlin — Göttingen — Heidelberg.
- KÜKENTHAL, W. & MATTHES, E. (1953): Zoologisches Praktikum. 13. Aufl. Fischer, Jena.
- LEDERBERG, J., zitiert n. HEUMANN, W. (1956): Der Sexualcyclus sternbildender Bakterien. Arch. Mikrobiol., 24, 362.
- Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begr. von E. STRASBURGER, 28. Aufl. Fischer, Stuttgart 1962.
- LIEBER, A. (aus dem Nachlaß von J. HARMS) (1958): Der Lebenslauf der Tiere. In: Handbuch d. Biologie, Bd. 2, H. 1/2, Athenaion, Konstanz.
- MEISENHEIMER, J. (1921): Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Bd. 1: Die natürlichen Beziehungen. Fischer, Jena.
- (1921): Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche. Bd. 2: Die allgemeinen Probleme. Fischer, Jena.

- MIEHE, H. (1956): Taschenbuch der Botanik. 16. Aufl. Bd. 1. Thieme, Leipzig.
- MOEWUS, F. (1933): Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. Arch. Protistenk., 80, 469.
- (1948): Fortpflanzung und Sexualität der Pflanzen. Naturforschung u. Medizin i. Deutschland 1939—46, 53, Biologie Teil 2.
- MÜLLER, A. (1938): Individualität und Fortpflanzung als Polaritätserscheinung. Fischer, Jena.
- NELSEN, O. E. (1953): Comparative embryology of the vertebrates. The Blakiston Co., New York, Toronto.
- OLTMANN, F. (1913): Fortpflanzung der Gewächse (Algen). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 171, Fischer, Jena.
- (1922/23): Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1—3, 2. Aufl. Fischer, Jena.
- OVERZIER, C. (1961): Die Intersexualität. Thieme, Stuttgart.
- PREUSS, F. (1957): Homologiekriterien und Homologiebegriffe. Anat. Anz., 104, 37.
- RENNER, O. (1916): Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zbl., 36, 337.
- RIEGER, R. & MICHAELIS, A. (1954): Genetisches und cytogenetisches Wörterbuch. Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg. (Der Züchter. Sonderh. 2.)
- — (1958): Genetisches und cytogenetisches Wörterbuch. 2. Aufl. Springer, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- RIES, E., & GERSCH, M. (1953): Biologie der Zelle. Teubner, Leipzig.
- RIETH, A. (1961): Jochalgen. Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- SACHWATKIN, A. (1956): Vergleichende Embryologie der niederen Wirbellosen. Dtsch. Verl. d. Wiss., Berlin.
- SEILER, J. (1959): Das Intersexualitätsphänomen. Experientia, 5, 425.
- SEITZ, L. (1959): Fortpflanzung — Geschlechtlichkeit — physocelluläre Wirkungseinheit. Urban u. Schwarzenberg, München—Berlin.
- STARCK, D. (1955): Embryologie. Thieme, Stuttgart.
- TISCHLER, G. (1933): Fortpflanzung der Gewächse (Moose). In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 187, Fischer, Jena.
- TROLL, W. (1954): Allgemeine Botanik. 2. Aufl. Enke, Stuttgart.
- WARDLAW, C. W. (1955): Embryogenesis in plants. Methuen, London; John, New York.
- WEISMANN, A. (1885): Die Kontinuität des Keimplasmas. Fischer, Jena.
- (1892): Das Keimplasma. Fischer, Jena.
- (1913): Vorträge über Deszendentstheorie. 3. Aufl. Bd. 1. Fischer, Jena.
- WETTSTEIN, F. v. (1924): Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Zschr. indukt. Abstamm.- u. Vererb.lehre, 33, 1.

WETTSTEIN, F. v. (1924): Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwiss. 12, 761.

— (1936): Gesichertes und Problematisches zur Geschlechtsbestimmung. Ber. Dtsch. Botan. Ges. 54, 23.

WINKLER, H. (1913): Apogamie und Parthenogenesis. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 265, Fischer, Jena.

— (1920): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Fischer, Jena.

WURMBACH, H. (1935): Vorschläge zu einer notwendigen Vereinheitlichung der Nomenklatur der Fortpflanzung. Biol. Zbl. 55, 590.

— (1957): Lehrbuch der Zoologie. Bd. 1. Fischer, Stuttgart.

— (1962): Lehrbuch der Zoologie. Bd. 2. Fischer, Stuttgart.

ZIMMERMANN, W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. 2. Aufl. Fischer, Stuttgart.

SACHREGISTER

A

Agamandroezie 62
 Agametangium 20
 Agameten 15, 18 ff.
 Agamobium 33
 Agamogenese 29
 Agamogonie 8, 15
 —, cytogene 29
 Agamogynoezie 62
 Agamogynomonoezie 62
 Agamomonoezie 62
 Agamont 33
 Allogamie 28
 Alloigenese 34
 Allomixis 26
 Amphigenese 28
 Amphimixis 22, 26
 Amphitokie 37
 Androeceum 66
 Androgametangium 17, 49
 Androgameten 16
 Androgenese 27
 Androgynie 63
 Androkonidien 54
 Androsporangium 21
 Androsporen 21
 Androsporogonie 25
 Anemogamie 28, 62
 Angiogamie 27
 Anisogametangien 17
 Anisogametangiogamie 54
 Anisogameten 16
 Anisogamie 16, 26, 53
 Anisospore 57
 Antheridien 17
 Antherozoiden 61
 Antigenese 34
 Apogamie 59
 Apomixis 46
 Aporogamie 66
 Archegonien 17, 56 ff.

Arrhenotokie 37
 Askogone 17, 54, 55
 Asyngamie 28
 Autöcie 64
 Autözie 56
 Autogamie 27, 28
 Automixis 27
 Autotomie 73

B

Befruchtung 21 ff.
 —, automiktische 27
 —, generative 67
 —, paedogame 27, 68
 —, somatogene 27
 —, unvollkommene 27
 —, vegetative 67
 Befruchtungs-Kette 22
 Befruchtungssporen 54
 Bestäubung 28

C

Chalazogamie 66
 Chasmogamie 28
 Cytogamie 26
 Cytogenie, agame 29
 Cytogonie 28 ff.

D

Deuterogamie 26, 53
 Deuterotokie 37
 Dichogamie 28
 Dicytogenie 28
 Digenie 28
 Dikaryophase 54
 Diöcie 63 ff.
 Diplobiont 33
 Diplophase 24
 Diplospore 59

E

Eiknospen 52
 Einhäusigkeit 63
 Eizelle 16
 Embryosack 61, 65
 Endomixis 27
 Entomogamie 28, 62
 Ephebogamet 17
 Exogamie 26

F

Fertilisation 26
 Fortpflanzung 8 ff.
 —, Arten der 28 ff.
 —, dicytogene geschlechtliche 36, 39 ff.
 —, monocytogene geschlechtliche 36 ff., 42, 43
 —, monocytogene ungeschlechtliche 34 ff., 38 ff.
 —, polycytogene ungeschlechtliche 35 ff., 38
 Fortpflanzungs-Einheit, maßgebende 8
 Fortpflanzungswechsel 69
 Fragmentation 36

G

Gametangie 27
 Gametangien 17
 Gametangiogamie 27
 Gameten 16
 Gametobiont 33
 Gametocyten 17
 Gametogamie 26
 Gametogonie 8, 28
 Gametogonien 17
 Gametophyt 33

Gametotokie 37
 Gamobiont 25, 33
 Gamobium 33
 Gamocyten 20
 Gamogenese 28
 Gamogonie 8, 13, 15, 28
 Gamont 33, 68
 Gamontogamie 10, 37
 Gamophase 24
 Geitenogamie 28
 Gemischtgeschlechtlichkeit 63 ff.
 Generationswechsel 32 ff.
 Geschlechtszustände 62 ff.
 Getrenntgeschlechtlichkeit 63 ff.
 Gonaden 17
 Gonen 15 ff.
 Gonidangien 20
 Gonidien 19, 20
 Gonochorismus 64
 Gonocyten 15, 19
 Gonogameten 16, 20
 Gonosporen 19
 Gonotokonten 15, 57
 Gynoeceum 62, 65
 Gynogametangien 17
 Gynogameten 16
 Gynogenese 27
 Gynomerogonie 27
 Gynosporangium 21
 Gynosporen 21
 Gynosporogonie 25

H

Haplobiont 33
 Haplophase 24
 Hermaphroditismus 63
 —, protogyner 74
 Heteröcie 63
 Heterözie 56
 Heterogamie 26
 Heterogonie 34, 70
 Heterosporen 21
 Heterosporie 57, 59
 Hologamie 10 ff., 36
 —, paedogame 68
 Homogamie 28
 Homosporen 20
 Homosporie 57, 59
 Hydrogamie 28
 Hypogenesis 33
 Hypohydrogamie 28

I

Idiogamie 28
 Initial-Reduktion 24
 Isogametangien 17
 Isogameten 16
 Isogamie 16, 26, 53
 Isosporie 57, 59

J

Jungfernzeugung 37

K

Karpogone 17, 49
 Keimbahn 29 ff.
 Keimsack 61
 Keimzellen 15 ff.
 Kernphasenwechsel 24
 Kinderzeugung 70
 Kleistogamie 28
 Knospung 34, 69
 Konjugation 36, 51
 Kopulation 14, 23
 —, gametangiale 27
 —, isogame 26
 —, paedogame 27, 68
 —, somatische 27

L

Larvenzeugung 70

M

Macrogamie 10
 Makrogametangien 17
 Makrogameten 16
 Makroprothallien 58, 61
 Makrosporangium 21, 61
 Makrospore 21
 —, funktionelle 61
 Meio-Agameten 19, 31, 35,
 40, 42, 43, 49, 50, 55,
 57
 Meiocyten 15
 Meio-Gameten 17, 19, 36,
 39, 41, 51
 Meiose 23 ff.
 —, agametocytische 23,
 42, 49, 51, 57, 61
 —, gametische 23
 —, gametocytische 23, 41,
 51
 —, intermediäre 23, 49,
 51, 57

Meiose, zygotische 23, 40,
 49, 53

Meiosporangium 20
 Meiosporen 20, 55
 Merogameten 14
 Merogamie 14, 53
 —, isogame 26
 Merogonie 27
 Merospermie 27
 Metagenese 34, 70, 74
 Metagnie 73
 Metandrie 74
 Mikrogametangien 17
 Mikrogameten 16, 61
 Mikroprothallien 58, 61
 Mikrosporangium 21, 61
 Mikrosporen 21, 59, 61
 Mito-Agameten 19, 31, 35,
 38 ff.
 Mito-Gameten 16, 19,
 36 ff.
 Monocytogonie 28
 Monöcie 63
 —, konsekutive 74
 —, protogyne 74
 Monogenesis 29
 Monogenie 37
 Monogonie 28

N

Neotenie 70, 74
 Nucellus 61, 65

O

Oocyten 17
 Oogamie 16, 26, 46, 48,
 50, 53
 Oogonialzellen 52
 Oogonien 17, 46, 54
 Oosporangium 53
 Oospore 19, 53
 Ornithogamie 28
 Ovarien 17

P

Paarung, sekundäre 26
 Paedogamie 27, 68
 Parözie 56
 Parthenogameten 17
 Parthenogamie 27
 Parthenogenese 37, 53, 68,
 72
 Parthenomixis 27

Parthenosperm 27
 Parthenospore 19, 51
 Patrogenese 27
 Plasmotomie 68
 Pollination 28, 65
 Polyembryonie 10, 62, 72, 75
 Porogamie 66
 Progenese 70
 Propagationszellen, rudimentäre 30
 Protandrie 73
 Prothallium 58 ff.
 Protogynie 74
 Pseudogamie 27
 Pseudomixis 27

S

Samenanlagen 61, 65
 Samenfaden 16
 Schizogonie 35
 Schlauchbefruchtung 62
 Selbstbefruchtung 27
 Sexualität 11 ff.
 Sexualzellen 19
 Simultanteilung 35
 Siphonogamie 54, 62, 66
 Somatogamie 27, 54
 Somatogonie 29

Spermatangien 17, 49
 Spermatien 49, 54, 56
 Spermatisierung 54
 Spermatocyten 17
 Spermazellen 61
 Spermienbefruchtung 62
 Spermiosporen 54
 Spermogonium 49, 54
 Sporangium 20 ff.
 Sporen 18 ff.
 Sporobiont 25, 33
 Sporogon 57
 Sporogonie 14, 24 ff., 29
 Sporophyt 33, 57 ff.
 —, dikaryotischer 54
 Stolonisation 35, 74
 Strobilation 69
 Subandröcist 74
 Subdiöcie 74
 Sukzedanteilung 35
 Syngamie 26
 Syngenese 28
 Synkaryophyt 33, 54
 Synöcie 63
 Synözie 56

T

Tetrasporangien 21, 50
 Tetrasporen 19

Tetrasporophyt 50
 Thelytokie 37

V

Variozyklus 69
 Vermehrung 8 ff.
 Vielfachteilung 34

W

Wechselbefruchtung 37, 71, 73

X

Xenogamie 28

Z

Zerfallsteilung 35
 Zoogamie 28
 Zooidiogamie 26, 28, 62, 69
 Zweihäusigkeit 63
 Zweiteilung 34, 38 ff., 44 ff., 68
 Zwitterigkeit 63
 Zygebiont 33
 Zygogamie 54
 Zygophase 24
 Zygotis 26

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die kritische Erörterung der Begriffe Fortpflanzung und Vermehrung ergab, daß sie grundsätzlich nicht gleichbedeutend sind.
2. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird in der Literatur unterschiedlich aufgefaßt und entsprechend verschieden definiert. Unter Berücksichtigung des Art-Individuums als maßgebender Fortpflanzungs-Einheit ergab sich die Möglichkeit einer allgemeingültigen Stellungnahme.
3. Die Keimzellen wurden hinsichtlich ihrer Art und ihrer Terminologie beschrieben und insofern neu gegliedert, als sexuell differenzierte Agameten den Geschlechtszellen zugeordnet wurden.
4. Keimzellen entstehen mitotisch oder meiotisch. Im Interesse einer eindeutigen und einheitlichen Nomenklatur der Fortpflanzung wurde diese unterschiedliche Entstehungsweise zur näheren Spezifizierung der Keimzellen in Form der Termini Mito-Gameten, Meio-Gameten, Mito-Agameten und Meio-Agameten verwendet.
5. Die Meiosis wurde mit PREUSS als nicht zur Befruchtung gehörig betrachtet, weil sie vor bzw. nach der Befruchtung erfolgt und bei Haplonten und Diplonten eine unterschiedliche Bedeutung hat.
6. Die wesentlichsten Fortpflanzungsarten wurden anhand von 10 Schemata erläutert. Gegenüber bisherigen Auffassungen wurde hierbei die mit Hilfe sexuell differenzierter Agameten erfolgende Fortpflanzung als eine monocytogene Form der geschlechtlichen Fortpflanzung betrachtet.
7. Zwecks weiterer Veranschaulichung wurde den terminologischen Ergebnissen und den Schemata in einem Anhang die Beschreibung verschiedener Fortpflanzungs-Erscheinungen von Pflanzen und Tieren unter Berücksichtigung zahlreicher Synonyma angefügt.

MEIN LEBENSLAUF

Am 20. September 1928 wurde ich, GEORG LUCKHAUS, als Sohn des 1945 gefallenen Appreteurs ARTHUR LUCKHAUS und seiner Ehefrau ANNA geb. ABELA in Berlin geboren. Ich besuchte die Volksschule in Berlin von 1935 bis 1939 und die Oberschule (in Berlin-Adlershof) von 1939 bis 1947. Die Reifeprüfung bestand ich am 5. Juli 1947. Nachkriegsumstände veranlaßten mich, zunächst in Ost-Berlin Lehrer zu werden (1. Lehrerprüfung: 1950, 2. Lehrerprüfung: 1953).

Von 1957 bis 1962 studierte ich an der Freien Universität in West-Berlin Veterinär-Medizin. Das Staatsexamen beendete ich am 1. Oktober 1962. Von Oktober 1962 bis März 1963 war ich Veterinär-Praktikant an der Besamungsstation der Klinik für Klautierkrankheiten und Geburtshilfe der Freien Universität Berlin in Berlin-Düppel. Die Approbation erhielt ich am 1. April 1963. Am Institut für Veterinär-Anatomie der Freien Universität in Berlin-Dahlem war ich von Oktober 1962 bis September 1963 als wissenschaftlicher Hilfsassistent und Doktorand und am Schlachthof in Berlin-Spandau von Mai bis November 1963 als Aushilfs-Fleischbeschäutierarzt tätig.